

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À RIMOUSKI

PERTE ET FRAGMENTATION EN FORÊT BORÉALE : IMPACTS DE
DIFFÉRENTS MODÈLES DE DISPERSION DE COUPE SUR LES
COMMUNAUTÉS DE MAMMIFÈRES ET D'OISEAUX

THÈSE
PRÉSENTÉE
COMME EXIGENCE PARTIELLE
DU DOCTORAT EN BIOLOGIE EXTENSIONNÉ DE
L'UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL

PAR
MARTIN-HUGUES ST-LAURENT

OCTOBRE 2007

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL
Service des bibliothèques

Avertissement

La diffusion de cette thèse se fait dans le respect des droits de son auteur, qui a signé le formulaire *Autorisation de reproduire et de diffuser un travail de recherche de cycles supérieurs* (SDU-522 – Rév.01-2006). Cette autorisation stipule que «conformément à l'article 11 du Règlement no 8 des études de cycles supérieurs, [l'auteur] concède à l'Université du Québec à Montréal une licence non exclusive d'utilisation et de publication de la totalité ou d'une partie importante de [son] travail de recherche pour des fins pédagogiques et non commerciales. Plus précisément, [l'auteur] autorise l'Université du Québec à Montréal à reproduire, diffuser, prêter, distribuer ou vendre des copies de [son] travail de recherche à des fins non commerciales sur quelque support que ce soit, y compris l'Internet. Cette licence et cette autorisation n'entraînent pas une renonciation de [la] part [de l'auteur] à [ses] droits moraux ni à [ses] droits de propriété intellectuelle. Sauf entente contraire, [l'auteur] conserve la liberté de diffuser et de commercialiser ou non ce travail dont [il] possède un exemplaire.»

AVANT-PROPOS

« *Une foresterie boréale...* »

« Une vaste forêt de conifères s'étale comme un manteau sur les épaules des contrées les plus septentrionales de la Terre : la Sibérie, l'Alaska, le Canada et la Scandinavie. Tirant son nom de *Boréas*, le dieu grec des vents du Nord, la forêt boréale compte pour près du tiers des terres boisées de la planète et a été qualifiée du plus grand écosystème du monde. Elle renferme également les plus vastes étendues [mondiales] de marais et de lacs, [mais] à l'instar d'autres forêts de la planète, elle est de plus en plus sollicitée par l'activité humaine. [...] Cette grande forêt du Nord, habitat de l'orignal et du loup, du caribou et de l'ours, constitue notre grande nature, notre frontière sauvage et la patrie d'un grand nombre d'Autochtones du Canada. La faune, les arbres, les lacs et les rivières qui s'y trouvent appartiennent à tous les Canadiens: patrimoine public de biodiversité dont peu d'autres pays peuvent s'enorgueillir. Depuis des siècles, ce patrimoine a été le fondement même du développement de notre pays. Au bout du compte, il est ressorti que nous devons tous jouer le rôle de gardien, en mettant nos divers talents à contribution. [...] Il existe en effet une *collectivité forestière* qui réunit tout un bassin de talents et d'idées variés; agissant en harmonie, elle doit nous faire entrer dans l'ère de la *foresterie nouvelle*. »

*Extraits du rapport du sous-comité de la forêt boréale,
Comité sénatorial permanent de l'agriculture et des forêts,
Ottawa, juin 1999.*

REMERCIEMENTS

Plusieurs personnes m'ont permis de réaliser cette thèse et j'espère n'en oublier aucune. Si par malheur votre nom ne figure pas dans cette liste, sachez qu'une part de cette réussite vous est impartie. Je tiens avant tout à remercier Jean Ferron, mon directeur de recherche, pour m'avoir initié à la gestion intégrée forêt-faune en 1998, pour m'avoir ensuite offert l'opportunité de me joindre à ce projet alors qu'il n'était qu'embryon et m'avoir laissé la relative liberté de l'amener aussi loin et finalement pour n'avoir pas lésiné sur les efforts afin de faire de moi un meilleur chercheur. Des côtes portugaises aux confins de la pessière québécoise en passant par les Rocheuses canadiennes, tes judicieux conseils, ta confiance, ta disponibilité exemplaire, ton sens critique aiguisé et ton amitié auront pour moi été des sources de motivation uniques. Je tiens également à remercier Réjean Gagnon, mon co-directeur (UQAC), pour son appui, ses encouragements et ses conseils tout au long de la réalisation de cette belle aventure.

Pour leurs critiques constructives, leurs conseils éclairés et leur disponibilité tout au long de mon travail d'élaboration, d'échantillonnage et d'analyse, merci aux membres externes de mon comité d'encadrement, Louis Imbeau (UQAT), François Potvin (MRNF) et Daniel Gagnon (UQÀM), de même qu'aux membres du jury d'évaluation de cette thèse, Pierre Drapeau (UQÀM), Jean-Pierre Ouellet (UQAR) et Marc-André Villard (U. Moncton).

Je tiens à adresser des remerciements sincères au Fonds Québécois de Recherche sur la Nature et les Technologies du Québec pour le financement du projet et pour m'avoir octroyé une bourse doctorale en recherche, tout comme le Consortium de recherche sur la forêt boréale commerciale de l'UQAC, l'Université du Québec à Rimouski et la Fondation de l'Université du Québec à Montréal, par le biais de la bourse d'excellence Zoom-Média.

Une somme considérable d'heures d'échantillonnage et d'inventaire supporte les conclusions de ma thèse, et beaucoup de mérite revient à mes coéquipiers de terrain, qui ont su m'assister avec brio durant les onze longs mois passés au nord du 50^e parallèle. Ainsi, merci à Gabriel Fontaine pour ton calme rassurant et ton implication à la planification de ce projet, à Amélie Gilbert pour ta rigueur, ton écoute et ta « bonne-bouille » d'humour sur le terrain, à Ilya Klvana pour nos longues discussions d'hiver en pistage, à Caroline Hins pour ton soutien constant, ta complicité et ta capacité à prendre en charge plusieurs volets des travaux de terrain, à Samuel Haché pour ta force de caractère et l'énergie que tu as mis à faire avancer ce projet, à Martin Boulianne pour avoir accepté de joindre l'équipe à deux jours de préavis, à Dominic Grenier pour les discussions rigolotes qui ont ponctué les kilomètres de pistage et de motoneige effectués dans la froideur de l'hiver boréal, et finalement à François Boulianne et Simon Boudreault pour votre dévouement et vos efforts durant la dernière campagne d'échantillonnage et ce, malgré mon paternalisme caractéristique. Directement du terrain, merci aussi aux nombreux animaux dont j'ai dérangé la quiétude, le temps de les comprendre un peu mieux...

Plusieurs personnes ont été à la base de longues réflexions relatives à l'élaboration du protocole de recherche, à l'analyse des données et à l'interprétation des résultats. Ainsi, je tiens à remercier Raphaël Proulx (UdM) pour son amitié, ses conseils en statistiques et mon initiation aux problématiques de spatialisation des données, à Andrea Bertolo (UQTR) pour sa participation à l'élaboration d'un design expérimental qui se voulait optimal, à Lael Parrott (UdM) pour la conceptualisation de la vision « paysage » de mes analyses, et bien entendu à Alain Caron (UQAR) pour sa disponibilité constante, ses conseils judicieux, pour le temps investi à résoudre des problèmes d'analyse et pour les longues discussions sur la philosophie des analyses statistiques et de paysage. Merci à Pierre Legendre, Pedro Peres-Neto et Daniel Borcard pour leurs nombreux conseils en statistiques et en modélisation de l'autocorrélation spatiale. Je suis également très reconnaissant à plusieurs biologistes

de qualité avec lesquels j'ai pu débattre d'intéressants sujets et de plusieurs parties de mes travaux : Yan Boucher, Yan Boulanger, Mathieu Côté, Sébastien Descamps, Pierre Etcheverry, Mathieu Leblond, Nicolas Lecomte, Patrick Morin, Arnaud Mosnier, Jean-François Ouellet, André de Römer, Luc Sirois et Roland Vergilino, ainsi que plusieurs autres membres du groupe de recherche BIONORD. Je tiens de plus à remercier Matthieu Huot, Wendy J. King et Edith Wilson qui ont contribué à améliorer mon style de rédaction scientifique en travaillant en profondeur l'anglais des trois articles scientifiques constituant les principaux chapitres de cette thèse.

Pour leur appui logistique lors de la planification des travaux de terrain, merci à Jean-Marc Duguay, Jonathan Coudé et Yves Lemay de l'Université du Québec à Rimouski, ainsi qu'à Germain Savard de l'Université du Québec à Chicoutimi. Du Ministère des Ressources Naturelles et de la Faune, merci à Gilles Lupien pour l'identification de certains spécimens problématiques parmi mes captures de micromammifères, à Claude Dussault pour les permis scientifiques, ainsi qu'à Jean-Pierre Jetté et Damien Côté pour leur intérêt face à la portée pratique de mes conclusions. Merci également aux membres du comité de suivi de la stratégie de dispersion en méga-blocs, soit Paul Patry et Réjean Thibault (Abitibi-Consolidated Inc.), Claude Dussault et Yvon Bouchard (MRNFP), Réjean Gagnon, Daniel Lord et Nicole Huybens (UQAC), Philippe Poirier (SOPFEU), Jacques Potvin (MRC Maria-Chapdelaine) et Judith Courtois (Conseil des Montagnais).

Je tiens à remercier les industriels forestiers qui ont su s'investir dans ce projet et m'assister tant au long de l'élaboration et de la réalisation des travaux de terrain que pendant la rédaction et la diffusion des résultats de cette étude. Chez Bowater Produits Forestiers du Canada Inc., division Dolbeau-Mistassini, merci à Jacques Bélanger, Pierre Cormier et Jean-François Côté, de même qu'à plusieurs membres de l'équipe du camp Mistassibi : André Pagé, Mario Landry, Sylvain Bouchard, Pierre Gagnon, Sylvain Rodrigue, Patrick Lamothe, Réal Savard, Reynold Landry[†], Jean-

Roch Boily et Romuald Côté. Chez Abitibi-Consolidated Inc., division St-Félicien, merci à Paul Patry, Réjean Thibault, Carl Gagnon et Michel Frappier, ainsi qu'à plusieurs membres du camp Jean-Charles : Stéphane Giguère, Jimmy, Michel, Justin et Mado, et du camp Libéral : Daniel Gosselin et Louis-le-commis.

Même si vos noms figurent peut-être plus haut, merci à Gab, Mat, Seb, Tom et Raph, mes cinq grands amis qui, à votre façon, avez participé à ce projet très spécial tant d'un point de vue professionnel que personnel. Une pensée particulière pour Cococcinelle : malgré les épreuves, j'ai toujours pu lire dans tes yeux la fierté et la confiance. Merci d'avoir pris une place si importante pendant trois ans dans cette belle aventure, des bancs d'école jusqu'au fond de la forêt boréale.

Bien entendu, impossible d'oublier ma famille : merci Denis, Nicole, Stéphanie, François et petit Charlot, pour les encouragements, la patience et le soutien moral indéfectible. Finalement, un merci tout spécial à Julie, ma *Toute Petite*, pour ta patience, ton écoute, et pour m'avoir appuyé, enduré et malgré tout autant aimé pendant la dernière année de cette longue épopée...!

Maintenant que tous ces gens connaissent l'importance de leur contribution à la brique que vous avez entre les mains, je vous souhaite une agréable lecture !

TABLE DES MATIÈRES

AVANT-PROPOS	ii
LISTE DES FIGURES	xii
LISTE DES TABLEAUX	xiv
LISTE DES ANNEXES	xvi
RÉSUMÉ.....	xvii

CHAPITRE I

INTRODUCTION GÉNÉRALE	1
Perte et fragmentation de l'habitat forestier mature.....	3
Application à l'exploitation forestière	4
Le contexte forestier canadien et québécois	6
Les communautés fauniques en forêt boréale exploitée	9
Utilisation des parterres de coupe.....	10
Instauration des structures forestières résiduelles	12
De nouvelles approches de dispersion	15
Comment planifier la récolte des SFR ?.....	19
Bases de réflexion de la présente thèse.....	22
Objectifs et hypothèses	24
Espèces à l'étude	27

CHAPITRE II

MÉTHODOLOGIE PRÉCONISÉE POUR L'ÉTUDE DES RELATIONS <i>FAUNE</i> – <i>HABITAT</i> EN MILIEU SPATIALEMENT STRUCTURÉ	29
Résumé.....	29
Dispositif expérimental.....	30
Aire d'étude	30
Traitements à l'étude.....	32
Plan d'échantillonnage, variabilité et contraintes logistiques	34

L'autocorrélation spatiale et l'étude des relations faune-habitat	39
Définitions, exemples et importance du concept d'autocorrélation spatiale	39
Description, modélisation et contrôle de l'autocorrélation spatiale	42
Coordonnées Principales de Matrices de Voisinage (CPMV).....	44
Sélection des Modèles d'Utilisation d'Habitat (MUHs).....	49
Objectifs de l'approche et inférence scientifique	49
Régression multiple, parcimonie et 'modèle minimum adéquat'	51
Sélection 'bayésienne'	54
Sélection 'fréquentiste'	56
Avantages et inconvénients des deux types d'approches	63
Synthèse	75
Application de la sélection pas à pas aux MUHs des chapitres III et IV	76
Partition de la variance.....	79
Objectifs et concepts sous-jacents	79
Principe d'utilisation.....	81
Justification d'utiliser le R_a^2 et signification des variances négatives.....	83
Influence du nombre de variables sur la part de variation expliquée.....	85
Conclusions.....	86
Remerciements.....	87
Références.....	88

CHAPITRE III

EFFECTS OF RESIDUAL STAND STRUCTURE AND LANDSCAPE CONFIGURATION ON HABITAT USE BY BIRDS AND SMALL MAMMALS IN MANAGED BOREAL FOREST.	98
Abstract.....	98
Résumé.....	99
Introduction.....	100
Materials and Methods.....	103
Study area	103

Experimental design	104
Estimation of species relative abundances	105
Characterization of stand structure	107
Landscape characteristics	108
Data analyses	109
Results.....	111
Species relative abundances vs. logging treatments	111
Habitat use models.....	112
Partitioning of the explained variance.....	113
Forest bird community maximum abundances, species richness and evenness.....	113
Discussion.....	114
Relative abundances vs. logging treatments	114
Habitat use models (HUMs) and variance partitioning.....	116
Limits and scope.....	117
Conclusion	119
Acknowledgments.....	119
Literature cited	120

CHAPITRE IV

PLANNING TIMBER HARVEST OF RESIDUAL FOREST STANDS WITHOUT COMPROMISING BIRD AND SMALL MAMMAL COMMUNITIES IN BOREAL LANDSCAPES	141
Abstract.....	141
Résumé.....	142
Introduction.....	144
Methods	146
Study area	146
Experimental set-up	147
Estimation of species abundances	148
Characterization of forest stands	150

Landscape characteristics	151
Data analyses	152
Results.....	154
Species abundances and HUMs	154
Landscape characteristics and stand structure.....	155
Variance partitioning	156
Bird community analyses	156
Discussion.....	157
Early-successional species.....	157
Generalist species	158
Mature forest species	159
Variance partitioning	162
Bird community analyses	163
Limit and scope of our results.....	164
Management implications.....	166
Acknowledgements.....	167
References.....	168

CHAPITRE V

MODELING THE EFFECTS OF HABITAT LOSS AND FRAGMENTATION ON FOREST BIRDS IN EASTERN CANADIAN BOREAL FORESTS	190
Abstract.....	190
Résumé.....	191
Introduction.....	192
Methods	195
Habitat use models.....	195
Simulated landscapes and estimation of abundances.....	196
Data analyses	198
Results.....	198
Discussion.....	200

Habitat loss vs. habitat fragmentation.....	200
Diversity in response among species	201
The relevance of static landscape attributes	204
Advantages, limitations and scope of our modeling approach.....	205
Conclusion	206
Acknowledgments.....	207
References.....	208
Figure Captions.....	218

CHAPITRE VI

CONCLUSION GÉNÉRALE	221
Rapide survol de la thèse	221
Approche statistique préconisée (Chapitre II).....	222
Utilisation de structures résiduelles mosaïques et méga-blocs (Chapitre III).....	223
Impacts fauniques de la récolte des structures forestières résiduelles (Chapitre IV). 225	
Quelques avancés sur la perte et la fragmentation de l'habitat (Chapitre V)	227
Limites d'extrapolation des résultats	229
Limites induites par l'approche de sélection de modèle utilisée.....	229
Biais relatif à la taille du domaine vital.....	230
Limites induites par le dispositif expérimental	231
Limites induites par les fluctuations interannuelles d'abondance des espèces	231
Contribution de cette thèse et résumé des recommandations.....	233
S'inspirer de la philosophie écosystémique.....	237
 BIBLIOGRAPHIE GÉNÉRALE	 241

LISTE DES FIGURES

Chapitre I

Figure 1. Quatre stratégies de dispersion de coupe générant des structures forestières résiduelles différentes (échelle 1 : 15 000).....13

Figure 2. Schématisation de l'approche en méga-blocs telle que développée par Abitibi-Consolidated Inc. en collaboration avec l'Université du Québec à Rimouski et l'Université du Québec à Chicoutimi.....18

Chapitre II

Figure 1. Localisation de l'aire d'étude et du territoire respectif de chacun des deux industriels forestiers partenaires.....31

Figure 2. Image satellitaire (LANDSAT – été 2003) du territoire et localisation des 25 sites d'étude.....33

Figure 3. Dispositif expérimental de chaque site d'étude.....37

Figure 4. Schématisation du principe de parcimonie illustrant le compromis conceptuel entre le biais et la variance en fonction du nombre de paramètres estimés dans le modèle.....53

Figure 5. Partition de la variance de données d'espèces montrant la part expliquée par les données environnementales (*A*), par la structure spatiale (*C*) et par leur intersection (*B*), ainsi que la part de variance non expliquée par les variables utilisées dans l'analyse (*D*).....81

Figure 6. Partition de la variance de données d'espèces montrant la part expliquée par un groupe de données *X* et un groupe de données *W* de même que par leur intersection, ainsi que la part de variance non expliquée par les variables utilisées dans l'analyse.....82

Chapitre V

Figure 1. Examples of habitat loss and fragmentation used in the modeling approach.....219

Figure 2. Mean \pm SD standardized estimates of abundance for the 11 species modeled according to different levels of habitat loss and fragmentation.....220

LISTE DES TABLEAUX

Chapitre II

Tableau 1. Explication des différentes fractions, schématisation du fractionnement de variance pour trois groupes de variables et exemples de calculs pour le fractionnement d'effets simples, d'intersections doubles et triple.....	84
--	----

Chapitre III

Table 1. Comparisons of means (± 1 SE) of principal stand structure variables between treatments (OM, YM, MB) and control (CO).....	128
Table 2. Comparison of mean occurrence or abundance of the 15 species for which general linear models (GLMs) were carried out including the four groups of predictors.....	130
Table 3. Effect of logging treatments on mean abundance of the 12 common species for which we were unable to carry out HUMs using GLM.....	132
Table 4. Habitat use models (HUMs) obtained by multiple regressions for 15 species following stepwise selection under a tolerance of 0.25.....	133
Table 5. Variance partitioning between the three groups of predictors for the 15 most common species according to habitat use models.....	136
Table 6. Comparison of mean maximal abundance of birds, species richness and community evenness among three treatments (OM, YM, MB) and controls (CO)	138

Chapitre IV

Table 1. Comparison of mean abundances (± 1 SE) between control (CO) and regenerating stands (RE-3m) for the 21 studied species.....	178
--	-----

Table 2. Habitat use models (HUMs) built for 21 species following stepwise multiple regressions under a tolerance of 0.25.....	180
Table 3. Comparisons of mean values (\pm 1SE) of landscape and stand structure variables that showed significant differences between control (CO) and regenerating stands (RE-3m).....	183
Table 4. Variance partitioning between three groups of predictors for 21 species for which HUMs were built using multiple regression models.....	186

Chapitre V

Table 1. Habitat-use models (HUMs) developed to explain variation in the abundance of 11 species in residual forest patches in a study site subject to forest harvesting.....	212
Table 2. Variables used in HUMs to model species abundance in residual forest patches in areas subject to forest harvesting.....	213
Table 3. List of bird species used for modeling classified according to common successional status and patch use classifications.....	214
Table 4. Results of ANOVAs testing the effect of habitat loss (LOSS), habitat fragmentation (FRAG) and landscape replicate (LAND) on species abundance.....	215

LISTE DES ANNEXES

Chapitre III

Appendix 1. Variables used for multiple stepwise regressions classified into four groups of predictors: Logging treatment, Stand structure, Landscape and PCNM.....139

Appendix 2. List of ligneous plant species identified in forest surveys. Species that were censused in less than 5% of experimental plots were excluded of statistical analyses.....140

Chapitre IV

Appendix 1. Variables used for stepwise multiple regressions as classed into four groups of predictors: Treatment, Stand structure, Landscape and PCNM.....188

Appendix 2. List of ligneous plant species identified in forest surveys that were abundant enough (present in more than 5% of sampling plots) to be considered in our analyses.....189

RÉSUMÉ

La perte et la fragmentation de l'habitat constituent les deux principaux types de perturbations qui influencent la biodiversité mondiale. Dans l'hémisphère nord, l'exploitation forestière commerciale génère la perte et la fragmentation du couvert forestier mature, affectant de nombreuses espèces fauniques. En forêt boréale, plusieurs travaux se sont intéressés à caractériser et quantifier les impacts des opérations forestières sur plusieurs taxons fauniques et floristiques. Maintenant que les impacts du prélèvement forestier sont mieux documentés dans cet écosystème, le défi de conservation s'inscrit davantage dans la configuration et le maintien d'habitats forestiers résiduels à l'échelle du paysage.

Le premier chapitre de cette thèse présente la situation actuelle de la forêt boréale, de son exploitation commerciale, de même que plusieurs impacts découlant de cette exploitation sur la faune vertébrée. Y sont présentées aussi certaines notions d'écologie du paysage relatives aux processus de perte et de fragmentation de l'habitat, ainsi que les objectifs et hypothèses de la thèse. Le chapitre II résume quant à lui les connaissances relatives à différentes approches d'écologie numérique utilisées tout au long de la thèse.

Le chapitre III évalue le potentiel de conservation faunique de deux types de configurations de la forêt résiduelle. L'abondance de 2 espèces de petits mammifères et de 25 espèces d'oiseaux forestiers a été estimée dans des unités mosaïques de 85-100 ha ainsi que dans des méga-blocs de 250-300 ha, de même qu'en forêt mature non perturbée (à titre de situation témoin). Aucune espèce ne présentait d'abondance inférieure à celle observée en forêt témoin, quoiqu'une faible réplication limitait la puissance statistique. Les relations *faune – habitat* ont été explorées à l'aide de régressions multiples entre les abondances, les variables de structure de peuplement et les caractéristiques de paysage, sur une base spécifique. Ces modèles d'utilisation d'habitat (MUHs) expliquaient une large part de la variation en abondance dont la majeure part correspondait aux effets de la structure forestière des peuplements résiduels. Les résultats suggèrent que les mosaïques et les méga-blocs sont des approches de dispersion de coupes favorables au maintien des espèces recensées, et que la planification des peuplements résiduels devrait intégrer tant la structure des peuplements résiduels que les caractéristiques du paysage.

Le chapitre IV s'interroge sur le potentiel faunique des parterres en régénération. Plusieurs législations forestières canadiennes permettent la récolte des structures forestières résiduelles lorsque la régénération adjacente atteint une hauteur moyenne de 3 m, sans toutefois que la capacité de tels peuplements à soutenir les espèces vertébrées des forêts originales n'ait été démontrée. Ainsi, l'abondance de 2

espèces de petits mammifères et de 19 espèces d'oiseaux a été estimée dans des parterres en régénération ainsi qu'en forêt mature continue (à titre de témoin). Les parterres en régénération permettaient de soutenir des abondances supérieures à la forêt témoin pour six des 21 espèces, et équivalentes pour 12 autres. Cependant, l'abondance de trois espèces (*i.e.* roitelet à couronne dorée, grimpeur brun et campagnol à dos roux de Gapper) était significativement moins élevée dans les parterres en régénération qu'en forêt témoin. Les modèles de relations *faune – habitat* expliquaient en moyenne $87,3 \pm 1,9$ % de la variabilité en abondance pour 21 espèces. La structure des peuplements expliquant encore la plus grande part de la variation en abondance. Ces résultats suggèrent que certaines espèces associées à la forêt mature pourraient montrer de fortes diminutions en abondance et voir leur maintien ultimement compromis à l'échelle du paysage suivant l'application rigoureuse de la législation en vigueur. Jusqu'à ce que les effets de la récolte des peuplements résiduels sur la faune soient mieux quantifiés, il serait favorable de maintenir de grands massifs de forêt mature tout au long de la rotation forestière.

Le chapitre V modélise les effets respectifs de la perte et de la fragmentation du couvert forestier mature sur l'abondance de 11 espèces d'oiseaux. Les simulations montrent que : 1) la perte d'habitat a une influence plus marquée que la fragmentation sur l'abondance des espèces étudiées; 2) la distribution spatiale des attributs fixes de paysage (routes, lacs, cours d'eau) est le deuxième facteur ayant le plus d'effet; 3) la fragmentation influence significativement l'abondance mais n'explique qu'une faible portion de variation.

Dans une perspective appliquée, les principaux résultats de cette thèse suggèrent que des efforts de conservation devraient être investis en vue de réduire l'intensité de la perte d'habitat et de maintenir davantage de forêt mature dans les paysages exploités. Puisque les espèces d'intérieur sont souvent des spécialistes de forêt mature sensibles à l'exploitation forestière, il appert que la fragmentation des habitats forestiers matures devrait également être limitée. Dans un cadre d'aménagement écosystémique en forêt boréale, diversifier la configuration des interventions devrait garantir le maintien d'un spectre plus naturel de paysages et de structure des peuplements que ce que génère actuellement l'exploitation forestière. Cette variabilité ne pourra que faciliter la conservation des populations, des espèces, des communautés et des processus écologiques.

Mots-clés : Forêt boréale exploitée ; oiseaux forestiers ; paysages ; perte et fragmentation d'habitat ; petits mammifères ; structures forestières résiduelles.

Chapitre I

INTRODUCTION GÉNÉRALE ¹

« Le futur n'est pas seulement ce qui se trouve devant nous; c'est quelque chose que la Nature et nous créons ensemble. » Richard Forman (2003) ²

UN REGARD SUR LA FORÊT BORÉALE

À l'échelle mondiale, près des deux tiers des espèces animales et végétales dépendent ou sont fortement associées à la forêt (Lindenmayer & Franklin 2003); l'homme est toutefois la seule espèce qui modifie de manière aussi marquée les écosystèmes forestiers naturels. Avec ses 16,6 millions de km², soit le tiers de la superficie forestière mondiale, la forêt boréale arrive en tête des principaux écosystèmes forestiers, couvrant une vaste proportion de l'Amérique du Nord, de l'Europe et de l'Asie, à la limite sud du cercle polaire arctique (Burton *et al.* 2003; Runesson 2005). Pour toutes ces régions, la forêt boréale revêt une importance économique, sociale et écologique non-négligeable : elle constitue le plus grand réservoir de matière ligneuse inexploitée au monde (Burton *et al.* 2003), est habitée par plusieurs millions de canadiens, russes et scandinaves (CCEA 2002) et, à lui seul,

¹ Ce chapitre s'inspire de l'article « *Importance de la forêt résiduelle pour conserver les communautés fauniques dans des paysages boréaux perturbés par la coupe forestière* », de J. Ferron & M.-H. St-Laurent (2005, VertigO 6(2): 8), rédigé, soumis et publié durant la rédaction de la présente thèse.

² Citation tirée et traduite de « *Tactical forest planning and landscape design* », Andison (2003).

le biome boréal nord-américain regroupe plus de 23 000 espèces résidentes répertoriées (Zasada *et al.* 1997).

On retrouve approximativement 10 % des écosystèmes forestiers et 40 % de la forêt boréale mondiale sur le territoire canadien (CCEA 2002). Cette représentation est d'autant plus importante que le Canada renferme davantage de forêt boréale naturelle non aménagée que tout autre pays nordique (Burton *et al.* 2003). Quant à elle, la forêt boréale québécoise, plus précisément la pessière noire, représente un fleuron mondial de biodiversité puisqu'elle rassemble les plus grandes forêts continues dominées par l'épinette noire (*Picea mariana* (Mill.) B.S.P.) au monde (Pothier 2001; Gagnon & Morin 2001).

Autrefois uniquement façonnée par des perturbations naturelles telles les feux forestiers, les chablis, les épidémies d'insectes ou autres maladies (Brokaw & Lent 1999; Spies & Turner 1999; Haeussler & Kneeshaw 2003), la forêt boréale constituait déjà une mosaïque de peuplements anciens, matures ou en régénération. La faune est depuis longtemps adaptée à l'hétérogénéité forestière résultant des mosaïques de perturbations naturelles (Haila 1999; Palik & Engstrom 1999). Plusieurs espèces sont en effet spécialisées pour utiliser des peuplements de début de succession ou des peuplements surannés (Thompson *et al.* 1989, 1999; Crête *et al.* 1995; Spies & Turner 1999; Litvaitis 2001), d'autres étant associées plus ou moins spécifiquement aux bordures ou à la forêt d'intérieur (Schieck *et al.* 1995; Imbeau *et al.* 1999, 2003; Austen *et al.* 2001).

Depuis plus d'un siècle, l'évolution de la forêt boréale est cependant influencée par les activités anthropiques; la foresterie industrielle est actuellement considérée comme une perturbation majeure de l'écosystème forestier boréal (Östlund *et al.* 1997; Imbeau *et al.* 2001; McRae *et al.* 2001). Par les profonds changements de composition et de structure forestières qu'elle induit à court et à long terme (Sullivan *et al.* 2001; Frelich 2002), l'exploitation forestière tend maintenant à remplacer les

perturbations naturelles à la base du renouvellement des forêts boréales (Franklin & Forman 1987; Burton *et al.* 1999). La foresterie est d'ailleurs considérée comme un facteur majeur de perturbation de la biodiversité faunique en forêt boréale, particulièrement pour les oiseaux forestiers (Imbeau *et al.* 2001), la classe de vertébré la plus étudiée en écologie du paysage (Haila 2002). Sur le plan mondial, certaines espèces sont d'ailleurs sujettes à un déclin très important depuis quelques années (Primack 1998), soulignant l'urgence d'adapter les pratiques forestières aux réalités écologiques afin d'assurer le maintien de la biodiversité.

PERTE ET FRAGMENTATION DE L'HABITAT FORESTIER MATURE

Importance et définitions

Plusieurs travaux traitent des principaux facteurs pouvant compromettre la biodiversité en milieu naturel, tant faunique que végétale (Noss 1983; Saunders *et al.* 1991; Groombridge 1992; Franklin 1993; Forman 1995; Haila 1999; Earn *et al.* 2000; Veech *et al.* 2002). Parmi eux, de nombreuses études statuent que la perte et la fragmentation des habitats forestiers naturels constituent les deux principaux facteurs entraînant des diminutions d'abondance des populations de même que l'extinction d'espèces (Andrén 1994; Robinson *et al.* 1995; Fahrig 2002, 2003; Haila 1999; Debinski & Holt 2000; Tschamtké *et al.* 2002).

La dualité entre la perte et la fragmentation d'habitat comme moteurs de perte de biodiversité ou de fluctuation d'abondance des populations fauniques mérite une attention particulière (Redpath 1995; Rodewald & Yahner 2001; Fahrig 1997, 2002). En effet, les impacts respectifs de la perte et de la fragmentation des habitats ont longtemps été confondus (Fahrig 1997, 2003; Bunnell 1999; Haila 1999), ces deux

concepts étant parfois considérés comme similaires dans certaines études (*e.g.* Cavitt & Martin 2002; George & Brand 2002; Hames *et al.* 2002) puisqu'ils surviennent habituellement de manière concomitante en milieu naturel. Malgré l'apparente confusion pouvant régner autour des concepts de perte et de fragmentation d'habitat (Haila 2002), la transition de la théorie à la pratique doit reposer sur des définitions claires. Ainsi, la perte d'habitat peut se définir comme étant la perte de représentation de l'habitat original d'un paysage (Haila 1999; Schmiegelow & Mönkkönen 2002), tandis que la fragmentation représente la discontinuité pouvant survenir suite à une perte d'habitat, se traduisant en une augmentation de l'isolement des fragments et de la proportion de bordures (et d'effet de bordure) (Fahrig 1997, 2003; Franklin *et al.* 2002).

L'intervention anthropique à l'échelle du paysage peut induire des changements majeurs dans la structure et la dynamique des populations et des communautés animales, plus particulièrement lorsque la perte d'habitat et la fragmentation du couvert forestier sont observées (Saunders *et al.* 1991; Fahrig 2002; Lindenmayer *et al.* 2002). En forêt boréale, ces deux processus sont des conséquences directes de la progression de l'exploitation forestière (Lindenmayer *et al.* 2002; Schmiegelow & Mönkkönen 2002). Lorsque l'étendue des forêts naturelles nord-américaines (Burton *et al.* 2003) est mise en parallèle avec le rythme où évolue actuellement la foresterie commerciale, il appert que la cohabitation de l'exploitation des ressources et de la conservation d'écosystèmes naturels fonctionnels constitue un enjeu critique.

Application à l'exploitation forestière

La foresterie commerciale conduit toujours à une perte de superficie et souvent à la fragmentation de l'habitat forestier mature (Andrén 1994; Haila 1999; Fahrig 1997). Relativement au maintien de la biodiversité, il semble que la perte d'habitat

représente une menace beaucoup plus importante à la richesse spécifique boréale que la fragmentation au sens strict du terme, malgré que peu d'études aient isolé les effets des deux concepts de manière adéquate (*e.g.* Fahrig 1997, 2002; Villard *et al.* 1999; Betts *et al.* 2006). Toutefois, bien que la perte d'habitat soit actuellement reconnue comme le principal facteur de fluctuation de population ou de perte de diversité faunique à l'échelle du paysage (Fahrig 2003; Schmiegelow & Mönkkönen 2002; Wiegand *et al.* 2005; Betts *et al.* 2006), il apparaît important de tenter de quantifier l'impact respectif de ces deux processus à l'intérieur même des habitats résiduels afin d'en limiter les impacts (Haila 1999).

L'étude de la perte et de la fragmentation d'habitat oblige la prise en compte de nombreux facteurs tels que la taille et le nombre des fragments, la connectivité, les échelles spatiales et la composition de l'habitat résiduel et de la matrice (Andrén 1994; Haila 1999, 2002; Hagan & Meehan 2002; Schmiegelow & Mönkkönen 2002). Par exemple, plusieurs espèces sont affectées par la proportion et la taille des habitats résiduels résultant d'un prélèvement forestier et sont alors considérées sensibles à la superficie (*'area-sensitive species'*) (Villard 1998; Drolet *et al.* 1999; Imbeau & Desrochers 2002). Au-delà de la quantité de forêt laissée sur pied, de nombreuses autres contraintes influencent la composition en espèces des communautés fauniques à l'échelle du paysage, telles que l'habitat [structure et composition des structure forestières résiduelles (ci-après SFR)] (Ecke *et al.* 2001), l'hétérogénéité naturelle, le dynamisme et la résilience de l'écosystème forestier (Haila 1999), les échelles spatiales (Haila 2002), la connectivité (Andrén 1996) ainsi que les effets de bordures (Schmiegelow *et al.* 1997; Niemi *et al.* 1998; Harris & Reed 2002). D'ailleurs, plusieurs systèmes de classification des espèces réfèrent à leur statut en rapport avec l'utilisation qu'elles font des bordures forestières, des aires ouvertes et de la forêt d'intérieur (*e.g.* Freemark & Collins 1992). Ces notions, qui sont relatives à la perte et à la fragmentation de l'habitat forestier mature, peuvent alors se confondre avec le stade de succession forestière préférentiel d'une espèce (Drapeau *et al.* 2000; Imbeau

et al. 2003). Il est donc important de bien différencier les impacts respectifs de la perte et de la fragmentation de l'habitat de l'influence de la structure et de la composition du peuplement forestier.

Concilier l'exploitation et la conservation constitue un des fondements de la gestion intégrée des ressources afin de préserver la biodiversité (Boulinier *et al.* 2001). Ainsi, la structure du paysage est souvent reconnue comme un des plus importants prédicteurs de la distribution des espèces, particulièrement chez les oiseaux (Villard *et al.* 1999; Boulinier *et al.* 2001). En raison de l'importance de préserver l'intégrité écologique des écosystèmes, l'évaluation de l'impact de différents patrons de perturbation sur la diversité génétique, spécifique et écosystémique de même que sur le niveau des populations et l'utilisation de l'habitat, dans le temps et dans l'espace, s'avère une piste de recherche prioritaire (Franklin 1993; Fahrig & Merriam 1994).

LE CONTEXTE FORESTIER CANADIEN ET QUÉBÉCOIS

Conjointement à sa richesse faunique et floristique, la forêt boréale canadienne constitue un vaste réservoir de matière ligneuse. Ainsi, l'exploitation forestière représente un moteur économique très important et ce, partout au Canada (CCFM 2002). À titre d'exemple, l'exploitation forestière générait au Québec, en 1999 seulement, des emplois directs et indirects pour environ 20 % de la population active (Bouthillier & Guertin 1997), soit près de 110 000 emplois, en plus d'engendrer 30 milliards de dollars d'activité économique dont 11,5 milliards en exportation (SCF 2000). Entre 1995 et 1999, 156,1 millions de mètres cubes (Mm^3) de bois ont été récoltés en forêt publique, dont 133,8 Mm^3 en essences résineuses seulement (MRN 2002a). Pour certaines régions comme le Saguenay – Lac-Saint-Jean, 100 % de la

possibilité forestière résineuse a été récoltée durant cette période, soit 37,6 Mm³ (MRN 2002b).

Parallèlement à l'augmentation notable des taux de prélèvements ligneux observés en forêt boréale depuis la fin des années '80, la conscientisation du grand public, l'expansion des notions de conservation de la biodiversité et les pressions politiques mondiales ont enclenché des révisions majeures des régimes d'exploitation forestière en Amérique du Nord et en Scandinavie (Burton *et al.* 2003). Au Québec, cette remise en question du régime forestier a été stimulée par le film *L'Erreur boréale* produit par l'Office Nationale du Film sous la gouverne de Richard Desjardins et Robert Monderie. Depuis lors, cette prise de conscience a été renforcée par les conclusions de la Commission d'étude sur la gestion de la forêt publique au Québec (Coulombe *et al.* 2004), les nouveaux calculs du forestier en chef (*i.e.* M. Pierre Levac) de même que par le constat de la Commission mondiale sur les forêts et le développement durable. En effet, cette dernière Commission a fait ressortir que le ralentissement du déclin et la préservation des forêts passait en grande partie par le Canada, qui possède encore de 20 à 25 % de ses forêts originelles (Burton *et al.* 2003). Parallèlement, l'industrie forestière et la société canadienne font face au défi de développer de nouvelles approches forestières flexibles afin d'aménager la forêt de manière biologiquement et économiquement durable, tout en considérant l'ensemble des utilisateurs de la forêt. Le défi semble donc de maintenir l'intégrité, la fonctionnalité et la diversité des écosystèmes forestiers sous un régime d'exploitation soutenue.

Au Canada, l'exploitation forestière est principalement de nature commerciale (Burton *et al.* 2003). De ce fait, les coupes réalisées en forêt boréale ont largement varié en superficie depuis quelques décennies, gagnant en taille avec l'avènement de la mécanisation des pratiques dans les années '70 et '80, puis diminuant récemment en superficie avec l'accroissement des pressions publiques concernant les impacts

écologiques de telles coupes (McRae *et al.* 2001). Depuis la fin des années '90 toutefois, les coupes forestières font majoritairement moins de 100 ha partout au Canada, sauf à Terre-Neuve (maximum de 120 ha), au Québec (maximum de 150 ha) et en Ontario (maximum de 260 ha pour 91% des assiettes de coupe) (McRae *et al.* 2001). Elles ont de plus évolué de la coupe totale (CT; aucun type de tige protégée, circulation de la machinerie sur l'ensemble du parterre d'exploitation) vers la coupe avec protection de la régénération et des sols (CPRS; circulation de la machinerie limitée à des sentiers espacés de 15 m afin de restreindre la perturbation de la régénération préétablie et le compactage des sols). Depuis quelques années, l'avènement de coupes partielles améliore également la diversité des méthodes de récolte utilisables en forêt boréale (Haeussler & Kneeshaw 2003).

Dans la foulée d'une foresterie durable, écosystémique (*i.e.* qui tente d'imiter les perturbations naturelles) (Hunter 1993; Armstrong *et al.* 1999; Haeussler & Kneeshaw 2003) et intégrative (*i.e.* qui considère l'ensemble des utilisateurs du milieu forestier) (Lindenmayer & Franklin 2003), l'inclusion de considérations fauniques aux plans d'aménagement forestiers est devenu depuis quelques décennies incontournable. En effet, partout au Canada, la restructuration des règlements et textes encadrant l'exploitation souligne l'importance d'accorder une plus grande protection de la biodiversité au sein des pratiques forestières (*e.g.* OMNR 2001; MRN 2003a; BCMFR 2004; ASRD 2006; NBDNR 2005; voir également les synthèses de McRae *et al.* 2001 et de Bourgeois *et al.* 2007). Au Québec, la bonification et la restructuration du *Régime des Normes d'Interventions en forêt publique* (RNI) de même que de la *Loi sur les forêts* amorcée depuis quelques années par le Ministère des Ressources Naturelles et de la Faune (MRNF) obligent l'industrie à inclure des considérations fauniques dans leurs plans d'aménagement forestier. L'Assemblée nationale du Québec a en effet adopté en mai 2001 une modification importante à la *Loi sur les forêts* (*i.e.* *Loi modifiant la Loi sur les forêts et d'autres dispositions législatives*, projet de loi n° 136), faisant état de six critères

de développement durable, dont celui de la conservation de la diversité biologique (MRN 2002c, d; MRN 2003b). Il y est mentionné que « ...la loi a pour objet de favoriser la reconnaissance du patrimoine forestier et l'aménagement durable de la forêt afin de répondre aux besoins économiques, écologiques et sociaux des générations actuelles et futures et ce, tout en tenant compte des autres possibilités d'utilisation du territoire. » (MRN 2003b).

LES COMMUNAUTÉS FAUNIQUES EN FORÊT BORÉALE EXPLOITÉE

La conservation des ressources fauniques dans un contexte d'exploitation forestière nécessite idéalement que l'ensemble des espèces et des relations interspécifiques soient connues et comprises (Hunter 1999). Cette vision apparaît toutefois utopique et incite à adopter un principe de précaution. L'étude des impacts des prélèvements ligneux sur la faune nécessite par conséquent une approche à vaste échelle (*i.e.* paysage ou écosystème) qui considère l'ensemble de la mosaïque résultante de la perturbation et tente de conserver la représentation des forêts originales. Ainsi, il serait possible de conserver les espèces considérées vulnérables, la diversité des phénotypes et des génotypes, la diversité des espèces, les interactions des communautés animales naturelles, les processus et les espèces jusqu'ici inconnus et les processus propres aux forêts matures, surannées ou anciennes (Harris *et al.* 1984; Franklin 1993).

Au Canada, plusieurs études ont été réalisées dans le but de quantifier les impacts de différentes approches forestières sur une multitude d'espèces fauniques (voir les synthèses de Thompson 1988; Thompson *et al.* 1989, 2003; Potvin & Bertrand 2004; Fisher & Wilkinson 2005; Ferron & St-Laurent 2005). Plus particulièrement, certaines espèces ont été utilisées comme indicatrices de l'état de la communauté en fonction de leur rôle prépondérant dans l'écosystème [*i.e.* espèces

proies telles que le lièvre d'Amérique (*Lepus americanus*) et les micromammifères (campagnols, souris, etc.) ou espèces reconnues sensibles à la foresterie (passereaux forestiers)].

Utilisation des parterres de coupe

Bon nombre de travaux ont permis de déterminer que les surfaces récemment déboisées ne sont pas propices au maintien de la majorité des espèces forestières, du moins à court terme. En Ontario, une étude a montré que plusieurs espèces proies [e.g. campagnol à dos roux de Gapper (*Myodes gapperi*), écureuil roux (*Tamiasciurus hudsonicus*), lièvre d'Amérique et gélinotte huppée (*Bonasa umbellus*)] évitaient les parterres de coupe dans les premières années suivant une coupe (Thompson 1988). Cette désertion semblait liée à la diminution notable du couvert de protection contre les prédateurs (*i.e.* couverts latéral et vertical) engendrée par la coupe (Dussault *et al.* 1998), une caractéristique d'habitat essentielle pour plusieurs de ces espèces proies (Wolfe *et al.* 1982; Ferron *et al.* 1998; Turcotte *et al.* 2000), de même que pour certains petits carnivores sujets à la prédation intragilde [e.g. hermine (*Mustela erminea*), belette à longue queue (*M. frenata*), martre (*Martes americana*) (St-Pierre *et al.* 2006)]. Dans une revue de littérature nord-américaine, Fisher & Wilkinson (2005) rapportaient des conclusions semblables pour plusieurs espèces de petits mammifères. La relation étroite entre l'abondance des prédateurs – tant terrestres qu'aériens – et leurs proies pourrait être responsable de diminutions d'abondance chez des prédateurs suivant une coupe totale.

En Abitibi-Témiscamingue, une vaste étude présentait des réactions similaires à la coupe pour le lièvre d'Amérique, l'orignal (*Alces alces*), la martre, le tétras du Canada (*Falci pennis canadensis*) et la gélinotte huppée, se traduisant par une désertion des parterres de coupe, une sélection d'habitats semblables aux habitats

fréquentés avant coupe, une augmentation de la taille des domaines vitaux et de l'amplitude des déplacements (Dussault *et al.* 1998; Ferron *et al.* 1998; Courtois *et al.* 2002), une modification notable du comportement, voire même une diminution de densité de près de 60 % après coupe pour le tétras (Turcotte *et al.* 2000). Cependant, la densité de certaines espèces n'était pas affectée par la coupe totale [*e.g.* campagnol à dos roux, musaraigne cendrée (*Sorex cinereus*), tamias rayé (*Tamias striatus*)] tandis que d'autres espèces voyaient leur densité augmenter [souris sylvestre (*Peromyscus maniculatus*), campagnol des champs (*Microtus pennsylvanicus*)] (Potvin & Courtois 1998). Dix ans après coupe, la lente reconstruction du couvert d'abri, par le biais d'une régénération naturelle à faible croissance, n'avait permis d'atteindre que de 54 à 87 % des densités initiales d'originaux et qu'environ 50 % des densités de lièvre (Potvin *et al.* 2005).

La forêt boréale mature est en effet caractérisée par une régénération préétablie parfois déficiente (Gagnon & Morin 2001) et la croissance des parterres en régénération s'avère parfois très lente (Mallik 2001). Ces deux considérations limitent considérablement l'établissement d'une régénération adéquate après coupe, d'où l'expansion des activités de reboisement. Allié à la démonstration du maintien précaire de plusieurs espèces fauniques dans les parterres récemment déboisés, un tel délai dans le rétablissement du couvert forestier après coupe a fait dès lors ressortir la nécessité de maintenir des habitats refuges constitués de forêt mature continue dans les parterres d'intervention afin de répondre aux besoins de la faune et d'agir à titre d'habitat pour des populations 'sources' qui recoloniseront ultimement le paysage exploité ('puits'); ces considérations ont par la suite donné naissance à la notion de 'forêt résiduelle'.

Instauration des structures forestières résiduelles

Plusieurs formes, superficies et configurations de structures forestières résiduelles (ci-après SFR) ont été suggérées et étudiées afin de déterminer leur contribution potentielle au maintien de la diversité spécifique et des niveaux de population (Schieck *et al.* 1995; Haila 1999; Schieck & Hobson 2000; Andison 2003; Potvin & Bertrand 2004). Ces habitats devaient servir de « sources » afin de recoloniser les parterres de coupe (« puits ») tout au long du processus graduel de régénération du couvert forestier (Pulliam & Danielson 1991).

L'évolution des SFR est particulièrement bien documentée au Québec; en effet, les expérimentations et la littérature sont abondantes quant au potentiel faunique de différents types de SFR. Les premières structures utilisées ont été les « îlots de confinement » d'originaux de 3 à 4 ha de superficie (Québec 1988), qui visaient le maintien d'habitat de qualité pour cette espèce d'intérêt devant être « indicatrice » d'un groupe d'espèces plus vaste. Bien que le potentiel faunique de cette approche n'ait été jamais évalué, elle a été rapidement délaissée suite à l'instauration du RNI en 1996. Dès lors, les séparateurs de coupe devinrent les premières SFR dûment adoptées par réglementation puis largement utilisées par l'industrie forestière québécoise. Ces SFR linéaires, de largeur variable (60-100 m) et plus vastes (~ 8-10 ha) que les structures précédentes, séparaient deux aires de coupe (habituellement des CPRS) n'excédant pas 150 ha en pessière (Figure 1a) (MRN 1996) (N.B. : au Québec, entre 1988 et 1996, la superficie maximale d'une coupe d'un seul tenant était fixé à 250 ha en pessière). Tandis que les séparateurs non riverains visaient essentiellement à séparer deux parterres de coupes adjacents, les séparateurs riverains avaient comme objectif de protéger les cours d'eau permanents des perturbations reliées à l'exploitation forestière, notamment en rapport avec l'augmentation du ruissellement dans les parterres de coupe et de l'érosion accrue des berges.

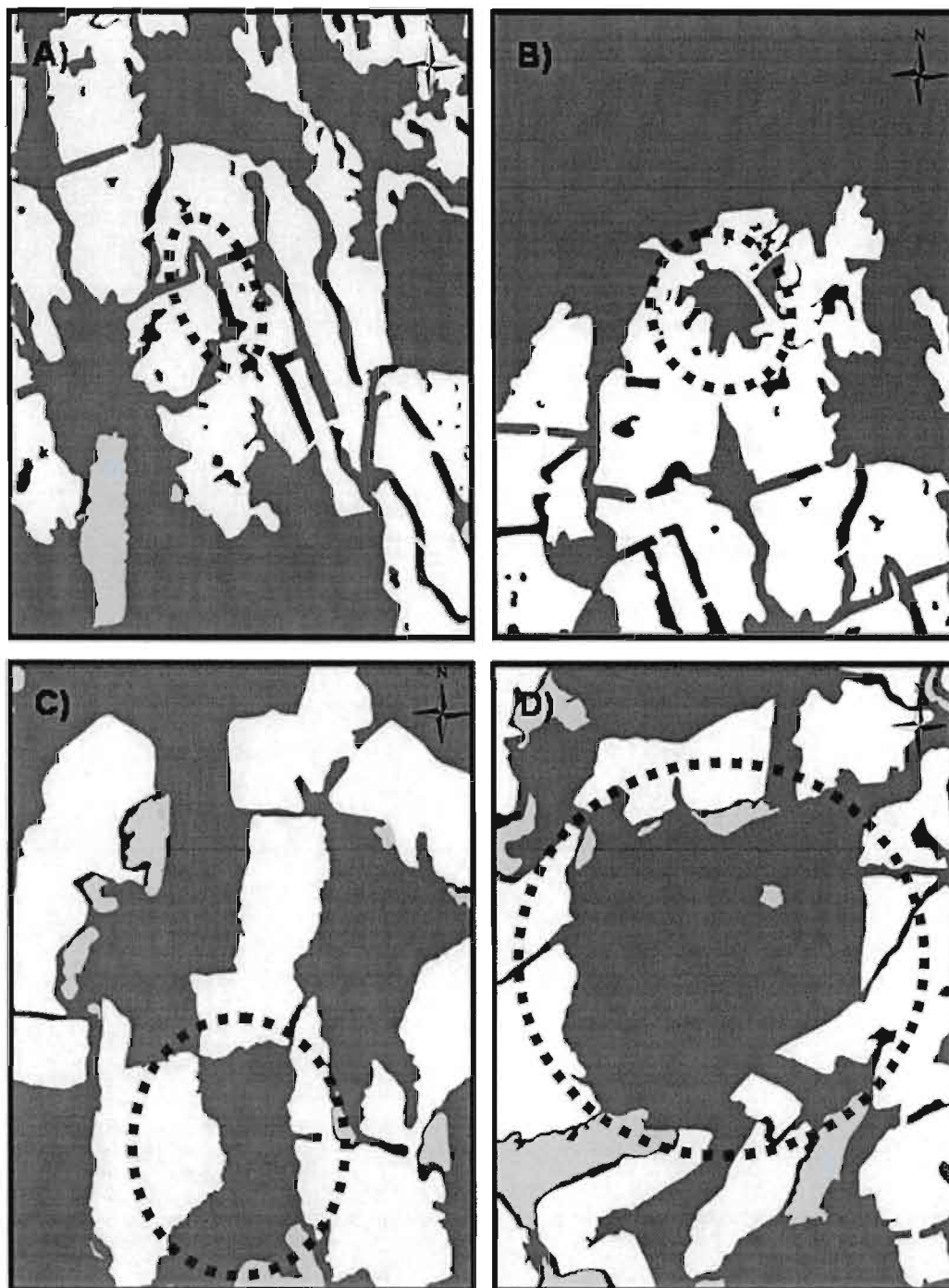


Figure 1. Quatre stratégies de dispersion de coupe générant des structures forestières résiduelles différentes (échelle 1 : 15 000). À titre d'exemple, pour chaque scénario, un cercle pointillé noir circonscrit une structure forestière résiduelle (polygone foncé) entourée de parterres de coupe (polygones pâles). A) Séparateurs de 60-100 m; B) Blocs résiduels de 20 à 50 ha; C) Approche en mosaïque de 85 à 100 ha; D) Approche par méga-blocs de 250 à 300 ha.

Deux études majeures ont évalué le potentiel faunique de ces séparateurs. Dans la première étude, menée en sapinière, le lièvre d'Amérique semblait sous-utiliser les séparateurs riverains qui variaient en largeur de 20 à 300 m. Pour le lièvre ces séparateurs étaient considérés comme des habitats de faible qualité (Darveau *et al.* 1998), contrairement aux micromammifères (principalement le campagnol à dos roux de Gapper et la souris sylvestre) qui présentaient des abondances équivalentes dans tous les types de milieux (Darveau *et al.* 2001). Immédiatement après coupe, des augmentations d'abondance de l'ordre de 30 à 70 % ont été observées pour plusieurs espèces d'oiseaux forestiers, bien que dès l'année suivante, les séparateurs riverains les plus étroits (20-40 m), qui présentaient les plus fortes densités d'individus, affichaient les déclinés de population les plus marqués (Darveau *et al.* 1995). Ce confinement (ou 'effet-refuge') est caractéristique de plusieurs espèces qui se concentrent à court terme dans des fragments résiduels d'habitat non perturbés (Andrén 1994; Debinski & Holt 2000). Trois ans après coupe, les espèces de forêt d'intérieur étaient significativement sous-représentées dans les séparateurs tandis que les espèces généralistes étaient surreprésentées. La communauté aviaire résultante des séparateurs les plus étroits y était moins représentative des milieux non perturbés, notamment par la disparition quasi complète du roitelet à couronne dorée (*Regulus satrapa*), de la grive à dos olive (*Catharus undulatus*), de la paruline rayée (*Dendroica striata*) et de la paruline à gorge noire (*D. virens*) (Darveau *et al.* 1995).

La deuxième étude, réalisée à la limite de la sapinière à bouleau blanc et de la pessière noire, quantifiait l'utilisation faunique de séparateurs riverains et non-riverains, de «blocs résiduels» [SFR expérimentales d'une superficie variant entre ~ 20 et 50 ha (Figure 1b)] et d'aires « témoins » non perturbées (Potvin & Bertrand 2004). Cette fois, aucune différence de densité n'a été observée entre les quatre types de milieux pour trois espèces de sciuridés [*i.e.* écureuil roux, tamia rayé, grand polatouche (*Glaucomys sabrinus*) (Côté & Ferron 2001)] de même que pour le tétras du Canada (Potvin *et al.* 2001). Comparativement aux séparateurs, davantage

d'indices de présence (fèces et brout) de lièvre d'Amérique ont été notés dans les blocs résiduels de 20 à 50 ha et les déplacements quotidiens y étaient davantage confinés, l'utilisation des blocs semblant similaire au patron observé en forêt témoin continue (Cusson *et al.* 2001). Les densités de couples de passereaux néo-tropicaux et résidents étaient plus faibles dans les séparateurs non riverains et riverains que dans la forêt témoin continue, tandis que les blocs résiduels soutenaient des densités intermédiaires (Darveau *et al.* 1999). La densité de couples de passereaux forestiers généralistes était aussi élevée dans les séparateurs que dans la forêt témoin, contrairement aux couples de passereaux de forêt d'intérieur dont la densité était significativement plus faible dans les séparateurs (Boulet *et al.* 2003). L'utilisation de séparateurs de 60 à 100 m de largeur semblait par ailleurs compromettre le statut de trois migrants néotropicaux [paruline à poitrine baie (*D. castanea*), à joues grises (*Vermivora ruficapilla*) et à tête cendrée (*D. magnolia*)], de deux migrants de courte distance [roitelet à couronne rubis (*R. calendula*) et roitelet à couronne dorée] et d'une espèce résidente [mésange à tête brune (*Poecile hudsonica*)] (Darveau *et al.* 1999). Quoique semblant être une approche plus favorable que les séparateurs, les blocs résiduels de 20 à 50 ha ne semblaient donc pas être en mesure de soutenir des communautés de passereaux comparables à la forêt témoin continue.

De nouvelles approches de dispersion

S'appuyant sur le potentiel restreint des séparateurs de coupe (8-10 ha) et des blocs résiduels (20-50 ha) à agir comme habitats « sources » pour plusieurs espèces fauniques (voir les synthèses de Potvin & Bertrand 2004 et de Ferron & St-Laurent 2005) et de leur sensibilité accrue au chablis (Ruel *et al.* 2001), il semblait impératif de générer de nouveaux patrons de dispersion de coupe permettant d'augmenter la proportion de forêt résiduelle dans le paysage ou, à tout le moins, la taille des SFR d'un seul tenant. De ce fait, des SFR plus vastes présenteraient davantage de forêt

d'intérieur, une composante d'habitat essentielle pour plusieurs espèces principalement associées aux stades de fin de succession forestière (Schieck *et al.* 1995; Imbeau *et al.* 1999; Schieck & Hobson 2000). De plus, les conclusions de quelques études tendaient à complexifier la planification des SFR en soulignant l'importance non seulement de la quantité d'habitat résiduel dans le parterre d'intervention, mais également de sa qualité en terme de structure et de composition forestière (Kirk *et al.* 1996; Darveau *et al.* 1999; Austen *et al.* 2001).

En 1999, Potvin *et al.* soulignaient que le débat portant sur le maintien des communautés fauniques en forêt exploitée devait se transposer de la dimension des parterres de coupe vers l'étendue et la configuration de la forêt résiduelle. Les aires de coupe devaient donc être davantage dispersées que ce qui était préalablement prescrit par le RNI. Ainsi, dans la refonte du RNI de 2003, les industriels forestiers devaient conserver, entre deux aires de coupe, des zones boisées de 50 à 150 ha, soit une superficie équivalente à la plus grande des assiettes de coupe adjacentes, tout en s'assurant que cette structure forestière résiduelle ait une largeur minimale de 200 m et ce, sur 20 % (en 2003), 40 % (en 2004) et 60 % (en 2005) du territoire (art. 74.3a; MRN 2003a) (Figure 1c). Aucune démonstration du potentiel de conservation faunique n'avait pourtant été réalisée pour cette approche de « coupe en mosaïque », bien qu'elle était prônée et utilisée depuis 1996 par la compagnie Bowater Produits Forestiers du Canada Inc. (Bélanger 2001).

Parallèlement à la modification de la législation préconisant la coupe en mosaïque, la *Loi sur les forêts* de 2001 statuait que les bénéficiaires de contrat d'approvisionnement et d'aménagement forestier (CAAF) pouvaient déroger aux normes du RNI s'ils démontraient que les mesures de substitution proposées assuraient une protection équivalente ou supérieure des ressources et ce, afin d'expérimenter de nouvelles approches sylvicoles visant à protéger la biodiversité (art. 25.3; MRN 2003b). Conformément à cette mesure de dérogation et après avoir

estimé les pertes en possibilité forestière entraînées par l'approche en mosaïque (25 % pour un CAAF si 40 % du parterre d'intervention est traité en mosaïque sur 20 ans; *Comité consultatif du projet de dispersion des coupes au Camp Jean-Charles, compte rendu de la réunion du 18 mai 2001*), la compagnie Abitibi-Consolidated Inc. a développé, en collaboration avec l'Université du Québec à Rimouski et l'Université du Québec à Chicoutimi, une nouvelle approche de dispersion des coupes forestières, laquelle a été autorisée par le sous-ministre associé du MRN de l'époque, M. Rémy Girard. Cette approche, appelée « *approche en méga-blocs* », se traduit par la conservation de structures forestières résiduelles (SFR) de 200 à 300 ha (Figure 1d) à l'intérieur de couloirs de 2 000 à 3 000 ha (orientés nord-sud) soumis à l'exploitation forestière, adjacents à des couloirs de forêt continue non coupée (mais récoltable d'ici ~ 15 à 20 ans) de superficie équivalente (Figure 2). L'approche en méga-blocs permet de laisser sur le parterre de coupe une SFR correspondant à l'agglomération des séparateurs non rivaux (*i.e.* 10 % du parterre d'intervention). Du point de vue de l'industrie, cette concentration de la forêt résiduelle offre l'avantage de concentrer les aires de coupe de même que les aires de récupération lors du deuxième passage de récolte, limitant conséquemment les coûts; de plus les pertes d'arbres par chablis devraient être ainsi minimisées en lien avec la plus faible densité de bordures de coupe. Bien que le mode de récolte des vastes couloirs résiduels de forêt mature ne soit pas encore définitivement arrêté (mais plutôt ouvert à diverses expérimentations), l'approche en méga-blocs fragmente le large front de coupe traditionnel qui se développe depuis plusieurs années de manière continue, du sud vers le nord.

Au-delà du potentiel faunique envisagé des SFR en méga-blocs, cette approche semblait, au moment de son élaboration, faciliter l'accès terrestre aux foyers d'incendies forestiers par l'ouverture plus rapide de routes dans un axe nord-sud, en plus de favoriser un éventuel ralentissement de la progression de ces incendies, la densité de combustible étant moindre dans les parterres de coupe.

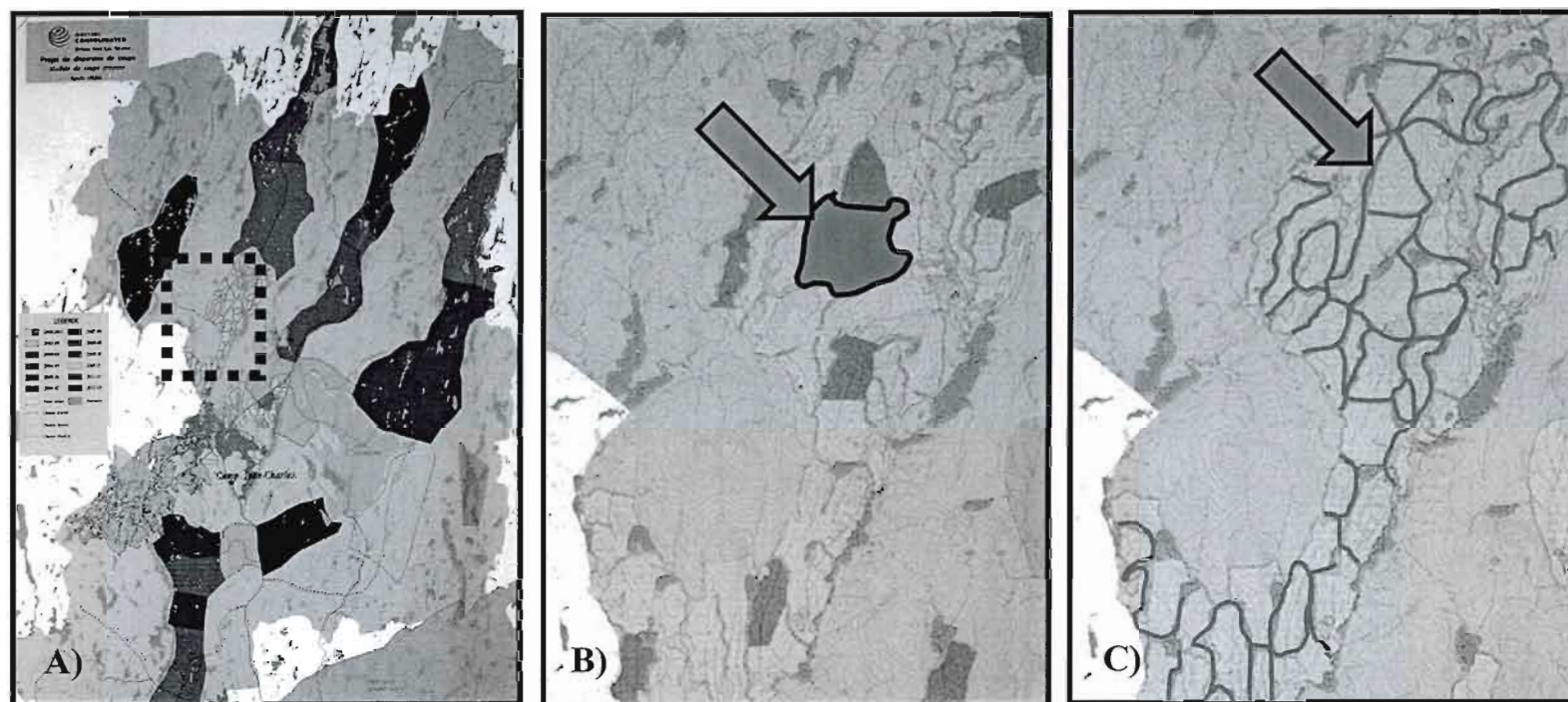


Figure 2. Schématisation de l'approche en méga-blocs telle que développée par Abitibi-Consolidated Inc. en collaboration avec l'Université du Québec à Rimouski et l'Université du Québec à Chicoutimi. À l'échelle du paysage (A), une vue d'ensemble des corridors nord-sud de 2 à 4 km de largeur dans un CAAF (échelle = 1 : 75 000). Le cadre pointillé réfère à la portion agrandie présentée dans les deux images de droite (B et C). L'encadré B présente l'approche par méga-blocs de ≈ 250 ha (coupes = polygones pâles, méga-blocs = polygones foncés; échelle = 1 : 20 000). L'encadré C réfère à l'approche en séparateurs de coupe de 60 à 100 m de largeur pour le même territoire (coupes = polygones pâles, séparateurs = lignes foncées; échelle = 1 : 20 000). Les flèches désignent les structures résiduelles.

En effet, selon les observations du Consortium de recherche sur la forêt boréale commerciale de l'Université du Québec à Chicoutimi (Réjean Gagnon, *commentaire personnel*), les feux de forêt progresseraient davantage d'ouest en est et par conséquent, une alternance de corridors de forêt mature et de parterres en régénération de 3 à 4 km de largeur et orientés nord-sud pourrait faciliter la lutte contre les incendies, un élément critique de l'aménagement forestier dans les zones de forte récurrence de feux (MRN 2002e).

De par la plus grande superficie forestière laissée après coupe comparativement aux séparateurs de 60 à 100 m de largeur et aux blocs résiduels de 20 à 50 ha, les deux nouvelles approches de dispersion de la forêt résiduelle rejoignent les recommandations de plusieurs études antérieures relativement à des SFR de plus grande taille (Potvin & Bertrand 2004; Ferron & St-Laurent 2005). Cependant, tout comme pour la coupe en mosaïque, la validité du potentiel faunique de l'approche en méga-blocs n'avait pas encore été démontrée.

Comment planifier la récolte des SFR ?

Partout au Canada, la législation forestière soulève actuellement un questionnement justifié quant à l'évolution temporelle des paysages exploités, et cette interrogation s'insère au cœur de la planification de la configuration spatiale des SFR (McRae *et al.* 2001; Andison 2003; Bourgeois *et al.* 2007). En effet, la superficie des coupes a diminué et plusieurs types de SFR ont été élaborés et testés afin de favoriser – entre autres – le maintien des communautés fauniques dans les paysages exploités. Toutefois, la réglementation actuelle prévoit ultimement la récolte des SFR; dans plusieurs provinces canadiennes, la législation prévoit cette récupération dès que la régénération adjacente à une SFR atteint une hauteur moyenne de 3 m [*e.g.* Ontario : OMNR 2001; Québec : art. 75 (MRN 2003a); Colombie-Britannique : art. 65

(BCMFR 2004); Alberta : art. 7.2.2.3 (ASRD 2006)] ou encore 10 ans suivant la coupe [Nouveau-Brunswick : art. 4.7 (NBDNR 2005)].

Bien que les associations d'espèces vertébrées aux différents stades de succession forestière soient particulièrement bien documentées en forêt boréale (*e.g.* Thompson *et al.* 1989, 1999; Drapeau *et al.* 2000; Venier & Pearce 2005), il apparaît important de caractériser les communautés fauniques suivant la hauteur de la régénération puisque cette mesure encadre la planification des opérations forestières dans plusieurs provinces canadiennes. Aucune étude n'a à ce jour démontré si des parterres en régénération de 3 m constituaient des habitats de qualité permettant de soutenir des abondances et une diversité représentatives de la forêt mature non perturbée. Cette question est d'autant plus importante que les fluctuations du couvert de neige peuvent fortement influencer la structure et la composition de l'habitat en régénération durant l'hiver (via la disponibilité des essences). Ainsi, dans l'optique où un parterre en régénération de 3 m de hauteur ne permet pas le maintien dans le paysage de communautés fauniques similaires à une forêt mature non perturbée, un prélèvement hâtif des SFR pourrait contrecarrer les efforts préalablement investis dans la configuration des coupes et de la forêt résiduelle à l'échelle du paysage, en plus de favoriser des diminutions d'abondance – voire la disparition – de plusieurs espèces associées aux attributs structuraux des forêts matures.

Quelques études ont quantifié l'utilisation faunique d'aires en régénération, quelque soit leur hauteur moyenne, mais la majorité d'entre elles ne traitait que de quelques espèces à la fois. Thompson *et al.* (1989) ont établi une chronoséquence faunique intéressante en forêt boréale mixte, démontrant que le lièvre, le renard roux (*Vulpes vulpes*) et le lynx du Canada (*Felis lynx*) utilisaient davantage les jeunes forêts de 20 à 30 ans, contrairement à la martre d'Amérique et l'écureuil roux qui se confinaient davantage dans les forêts matures non perturbées. Certains jeunes stades de succession forestière semblent convenir très bien au lièvre d'Amérique en forêt

boréale. En effet, les abondances maximales de lièvre sont observées dans des peuplements d'environ 10 à 25 ans (Parker 1984; Koehler 1991) présentant une hauteur moyenne variant de 2 à 5 m (Wolff 1980; Monthey 1986; Litvaitis *et al.* 1985) mais plus précisément de 4 m (Jacqmain 2003), ces habitats offrant un couvert latéral (protection visuelle contre les prédateurs) variant de 60 à 100 % (Wolfe *et al.* 1982; Ferron & Ouellet 1992). Dans les pessières noires de l'Alaska, MacCracken *et al.* (1988) ont montré que des aires en régénération dont le couvert latéral variait entre 25 et 75 % offraient un couvert d'abri adéquat pour le lièvre et favorisaient la croissance d'herbacées et de tiges ligneuses décidues en sous-couvert. De Bellefeuille *et al.* (2001) et Potvin *et al.* (2005) ont noté que le lièvre tardait à recoloniser les parterres en régénération, présentant des densités faibles (0-50 % des densités originales) reliées à la lente reconstruction du couvert.

Les communautés de micromammifères (*i.e.* campagnols et souris) se maintiennent généralement dans les parterres de coupe, leur persistance étant liée à l'abondance de débris ligneux au sol qui leur confèrent un couvert d'abri adéquat (Gagné *et al.* 1999; Moses & Boutin 2001; Etcheverry *et al.* 2005). Bien que plusieurs études rapportent que l'abondance totale de micromammifères augmente après coupe (Kirkland 1990; Fuller *et al.* 2004; Etcheverry *et al.* 2005), une forte variabilité interspécifique est souvent observée (Kirkland 1990; Fuller *et al.* 2004; Homyack *et al.* 2005). Rares sont les études qui ont suivi l'évolution des communautés de micromammifères, tant en abondance qu'en diversité, tout au long d'une chronoséquence (voir Fisher & Wilkinson 2005). À cet effet, les observations de Crête *et al.* (1995) opposent la souris sylvestre et le campagnol à dos roux de Gapper sur le gradient de régénération forestière, les associant respectivement au début et à la fin de la succession.

Relativement aux oiseaux forestiers, plusieurs études ont révélé des associations claires avec différents stades de succession (Kirk *et al.* 1996; Imbeau *et al.* 1999;

Thompson *et al.* 1999; Drapeau *et al.* 2000; Venier & Pearce 2005). Imbeau *et al.* (1999) ont toutefois constaté que la richesse spécifique était stable tout au long des stades de la succession forestière en pessière, bien que les abondances étaient maximales dans les coupes récentes. Drapeau *et al.* (2000) ont d'ailleurs observé que la surreprésentation d'habitat de début de succession induisait une augmentation d'abondance d'espèces généralistes ou associées aux jeunes forêts, tandis que la représentation des espèces de forêt mature ou fermée diminuait. Dans une matrice de forêt mature et d'aires en régénération, Robichaud *et al.* (2002) ont noté que l'utilisation des séparateurs riverains par plusieurs passereaux diminuait à mesure que les parterres coupés se régénéraient et ce, pendant les quatre premières années suivant la récolte ligneuse en forêt boréale mixte. En Saskatchewan, Kirk *et al.* (1996) ont quant à eux observé que les migrants néo-tropicaux étaient surtout représentés dans les forêts boréales matures ou surannées, tandis que les migrants de courte distance présentaient des abondances maximales dans les peuplements plus jeunes. À l'opposé, Imbeau *et al.* (1999) rapportent, en pessière noire québécoise, des abondances maximales de migrants néo-tropicaux dans des parterres récemment perturbés. Bien que ces deux études ne portaient pas en tous points sur les mêmes espèces, cette apparente contradiction souligne l'importance de considérer les besoins spécifiques en habitat de chaque espèce (Franklin *et al.* 2002; Venier & Pearce 2005).

BASES DE RÉFLEXION DE LA PRÉSENTE THÈSE

Qu'on parle d'aménagement écosystémique, de foresterie durable ou de gestion forestière écologique, la même conclusion s'impose : la société attend aujourd'hui davantage de la foresterie qu'une simple production ligneuse (Hunter 1999). Plutôt que d'être considéré uniquement comme une finalité, l'aménagement forestier durable a récemment été défini comme une orientation générale à adopter en

conservation et en gestion des ressources forestières, orientation qui reflète l'évolution des perspectives sociales et des connaissances scientifiques afin de maintenir l'intégrité écologique des écosystèmes (Adamowicz & Burton 2003; Lindenmayer & Franklin 2003). C'est dans cette optique que la présente thèse vise à élargir le spectre des connaissances sur la gestion forestière en regard du maintien des communautés fauniques. Il est important de souligner que ce projet a été réalisé en partenariat avec l'industrie forestière, en vue de mitiger l'impact de leurs travaux sylvicoles sur la faune. En plus d'améliorer la perception du public à l'égard de la foresterie, ce type de collaboration, déjà garant de plusieurs avancées en planification forestière (Boutin & Hebert 2002), est d'autant plus souhaitable que l'objectif commun est d'améliorer la gestion des forêts, tant d'un point de vue faunique que ligneux.

L'applicabilité des concepts de perte et de fragmentation dans une optique de gestion intégrée des ressources forestières, d'approche écosystémique ou de conservation, s'appuie sur quelques questions fondamentales bien résumées par Haila (1999). Ces interrogations dépeignent fort bien le processus de réflexion qui accompagne l'analyse des habitats perturbés et dépeint la trame de fond de la présente thèse : 1) Quelle taille minimale de SFR permet de conserver un fragment représentatif de la forêt initialement non perturbée? 2) Dans quel type forestier la continuité locale en habitat est-elle particulièrement importante? 3) Quel est le rôle des corridors dans la dispersion des individus à l'échelle du paysage? 4) Est-ce que l'impact de l'habitat adjacent au fragment forestier est important, et jusqu'où se fait-il sentir à l'intérieur de la structure? 5) Qu'elle est le rôle de la composition forestière à grande échelle? 6) Sur quelles espèces faut-il focaliser nos efforts de suivi et de conservation ? La présente thèse s'intéresse plus spécifiquement à certaines de ces questions (1, 4, 5 et 6) et suggère des réponses basées sur des travaux empiriques ainsi que sur un exercice de simulation à l'échelle du paysage.

OBJECTIFS ET HYPOTHÈSES

Considérant le manque de connaissances relativement à l'utilisation des nouveaux types de structures forestières résiduelles et des parterres en régénération de 3 m en pessière noire, de même que par rapport au débat sur la prépondérance relative de la perte et de la fragmentation de l'habitat forestier dans la perturbation des communautés fauniques, la présente recherche vise à répondre aux trois objectifs suivants, qui correspondent aux trois principaux chapitres de la présente thèse.

Axe 1 : Configuration de la forêt résiduelle et utilisation de l'habitat. (Chapitre 3)

A) Déterminer quel type de patron de dispersion de coupe, entre la coupe mosaïque et l'approche par méga-blocs, permet de soutenir des abondances fauniques et une composition en espèces animales équivalentes à la forêt mature non perturbée (témoin) pour des espèces ciblées de mammifères et d'oiseaux forestiers.

H_1 : Suivant la sensibilité ou l'association des espèces aux habitats ouverts et aux bordures, l'abondance (par station d'échantillonnage) des espèces d'intérieur devrait être supérieure en forêt témoin, intermédiaire dans les SFR en méga-blocs et moindre dans les SFR en mosaïque, où la représentation des bordures est plus élevée et celle des habitats d'intérieur est plus faible.

H_2 : Conséquemment, l'abondance (par station d'échantillonnage) des espèces associées aux aires ouvertes devrait être plus élevée dans les SFR en mosaïque, intermédiaire dans les SFR en méga-blocs, et moindre en forêt témoin.

H_3 : Les SFR en mosaïque récemment isolées devraient supporter des abondances (par station d'échantillonnage) différentes que les SFR plus âgées en raison

d'une régénération adjacente mieux établie et pouvant offrir une hétérogénéité d'habitats plus grande.

- B) Définir les variables de composition et de structure des peuplements forestiers ainsi que les caractéristiques du paysage qui sont prépondérantes pour les espèces les plus communes à l'aide de modèles d'utilisation de l'habitat.

H₄ : Considérant que les SFR à l'étude sont de plus grande superficie que la majorité des domaines vitaux des espèces étudiées, l'importance relative des variables forestières (structure et composition des peuplements) devrait être plus grande que l'importance relative des caractéristiques de paysage dans l'explication des variations d'abondance observées.

Axe 2 : Utilisation différentielle des parterres en régénération de 3 m et de la forêt mature non perturbée par la faune. (Chapitre 4)

- A) Déterminer les différences d'abondance faunique et de composition en espèces animales des communautés de mammifères et d'oiseaux forestiers entre les parterres en régénération présentant une hauteur moyenne de 3 m et la forêt mature non perturbée (témoin).

H₅ : Selon le stade de succession préférentiel des espèces à l'étude (soit les jeunes forêts, soit les forêts surannées, ou aucune préférence), l'abondance (par station d'échantillonnage) des espèces généralistes sera équivalente en forêt témoin et dans les parterres en régénération de 3 m de hauteur moyenne.

H₆ : L'abondance (par station d'échantillonnage) des espèces de début de succession sera plus élevée dans les parterres en régénération qu'en forêt témoin.

H₇: L'abondance (par station d'échantillonnage) des espèces de forêt mature sera plus élevée en forêt témoin que dans les parterres en régénération.

- B) Définir les variables de composition et de structure des peuplements forestiers ainsi que les caractéristiques du paysage qui sont prépondérantes pour les espèces les plus communes à l'aide de modèles d'utilisation de l'habitat.

H₈: Considérant que les parterres en régénération et les sites témoins à l'étude sont de plus grande superficie que la majorité des domaines vitaux des espèces étudiées, l'importance relative des variables forestières (structure et composition des peuplements) devrait être plus grande que l'importance relative des caractéristiques de paysage dans l'explication des variations d'abondance observées.

Axe 3 : Modélisation des impacts respectifs de la perte et de la fragmentation de l'habitat sur l'abondance des oiseaux forestiers à l'intérieur de fragments résiduels. (Chapitre 5)

- A) Déterminer, à l'aide de paysages modélisés et tout en contrôlant pour l'influence de la structure et de la composition du peuplement résiduel, les impacts respectifs de la perte et de la fragmentation de l'habitat sur l'abondance et la composition en espèces des communautés d'oiseaux forestiers dans des habitats résiduels présentant une superficie et un nombre de fragments variables.

H₉: La perte d'habitat et la fragmentation auront une influence importante sur l'abondance de chaque espèce modélisée.

H₁₀ : L'effet respectif de la perte d'habitat et de la fragmentation sur l'abondance variera selon les espèces.

H₁₁ : Globalement, la perte d'habitat aura plus d'influence sur l'abondance que la fragmentation et ce, pour toutes les espèces.

H₁₂ : L'effet de la fragmentation diminuera pour des niveaux élevés de perte d'habitat.

H₁₃ : L'abondance des espèces de début de succession sera positivement reliée à la perte et à la fragmentation de l'habitat.

H₁₄ : L'abondance des espèces de forêt mature et des spécialistes de forêt d'intérieur diminuera suivant l'augmentation de la perte d'habitat.

Espèces à l'étude

Afin de statuer de manière plus robuste et plus conservatrice sur l'impact de différents types de dispersion de la forêt résiduelle sur la faune, les espèces dont les niveaux de population peuvent être aisément estimés ont été retenues dans ce projet parmi celles qui sont actuellement reconnues comme sensibles à la configuration de l'habitat forestier, ou celles qui jouent un rôle clé dans la chaîne trophique boréale. À la suite d'une revue de littérature approfondie, le lièvre d'Amérique et la communauté de micromammifères (principalement le campagnol à dos roux de Gapper) ont été priorisées pour leur statut de proies et de bio-indicateurs d'aménagement forestier durable (Murray *et al.* 2003; Pugh *et al.* 2003; Pearce & Venier 2005), tout comme la communauté d'oiseaux forestiers (Niemi *et al.* 1998; Drapeau *et al.* 2000; Venier and Pearce 2005); ce dernier groupe est d'ailleurs reconnu comme particulièrement sensible à la configuration du paysage (Imbeau *et al.* 2001). Les principales espèces inventoriées étaient donc le tétras du Canada, le pic à dos rayé (*Picoides dorsalis*), le

pic à dos noir (*P. arcticus*), la grive à dos olive, la grive solitaire (*C. guttatus*), le junco ardoisé (*Junco hyemalis*), le bruant à gorge blanche (*Zonotrichia albicollis*), la paruline à joues grises, la paruline à tête cendrée, le roitelet à couronne rubis, le roitelet à couronne dorée, la mésange à tête brune, le grimpereau brun, le troglodyte mignon (*Troglodytes troglodytes*) et la sitelle à poitrine rousse.

Le prochain chapitre présente en détails les choix logistiques, géomatiques et statistiques sous-jacents aux trois objectifs de cette thèse, et vise à faciliter la compréhension des chapitres suivants. Ces chapitres (III, IV et V) sont présentés sous forme d'articles scientifiques, actuellement publiés ou en cours de révision.

Chapitre II

MÉTHODOLOGIE PRÉCONISÉE POUR L'ÉTUDE DES RELATIONS *FAUNE – HABITAT* EN MILIEU SPATIALEMENT STRUCTURÉ : DISPOSITIF EXPÉRIMENTAL, APPROCHES STATISTIQUES ET LIMITES D'EXTRAPOLATION DES RÉSULTATS

« There are three types of Lies: Lies, Damned lies and, moreover, Statistics. » Mark Twain (1959)

RÉSUMÉ

À travers une revue de littérature, ce chapitre vise à décrire en détail la réflexion effectuée tout au long de la planification et de la réalisation du présent projet de thèse, tant au niveau du dispositif expérimental que des différentes approches statistiques utilisées, d'en expliquer la mécanique, les conditions d'application, les contraintes associées et les limites quant au pouvoir de généralisation des résultats. D'entrée de jeu, un regard critique sur les forces et faiblesses du dispositif expérimental utilisé est présenté. De ce constat découle une synthèse des connaissances actuelles dans trois champs de l'écologie numérique avec comme objectif d'appuyer les choix statistiques effectués et d'en reconnaître les contraintes. Ce chapitre traite donc du paradigme d'autocorrélation spatiale dans les données écologiques, du débat face aux différentes approches de sélection de modèle et finalement de la partition de la variance, le tout appliqué à l'étude des relations *faune – habitat* dans un écosystème spatialement structuré. La lecture de cette section vise à améliorer la compréhension des trois chapitres qui le suivent, issus d'articles actuellement sous presse ou en cours de révision.

DISPOSITIF EXPÉRIMENTAL

Aire d'étude

Le projet s'est déroulé en forêt boréale québécoise (Canada), au nord du Saguenay-Lac-Saint-Jean (50°09'N, 72°20'O), dans une aire d'étude d'environ 5 400 km² répartie sur deux aires communes (CAAFs) : l'aire commune 25-03, exploitée par la compagnie forestière *Abitibi-Consolidated Inc.*, et l'aire commune 27-02, exploitée par *Bowater Produits Forestiers du Canada Inc.* (Figure 1). Les forêts de l'aire d'étude étaient dominées par l'épinette noire (*Picea mariana* (Mill) BSP), avec du sapin baumier (*Abies balsamea* (L.) Mill.), du bouleau blanc (*Betula papyrifera* Marsh.), du pin gris (*Pinus banksiana* Lamb.) et du peuplier faux-tremble (*Populus tremuloides* Michx.) présents en importance décroissante. Les éricacées les plus communes présentes en sous-couvert étaient le kalmia à feuille étroite (*Kalmia angustifolia* L.), le lédon du Groenland (*Ledum groenlandicum* Oeder) et les airelles (bleuets) (*Vaccinum* spp.).

Durant les trois ans d'inventaire, les températures quotidiennes variaient entre -41,2 et 35,1 °C (moyenne annuelle de -0,7 °C). Les précipitations annuelles variaient quant à elles entre 744 et 805 mm de pluie et entre 1,20 et 1,26 m de neige (stations météorologiques de l'Université du Québec à Chicoutimi situées dans le territoire à l'étude, *données non publiées*). Durant les principales périodes d'échantillonnage (début mai – fin août), les températures moyennes variaient entre -13,5 et 35,1 °C (moyenne annuelle de 11,9 °C), tandis que les précipitations variaient entre 394 et 568 mm de pluie. L'élévation moyenne de l'aire d'étude est de 505 m.

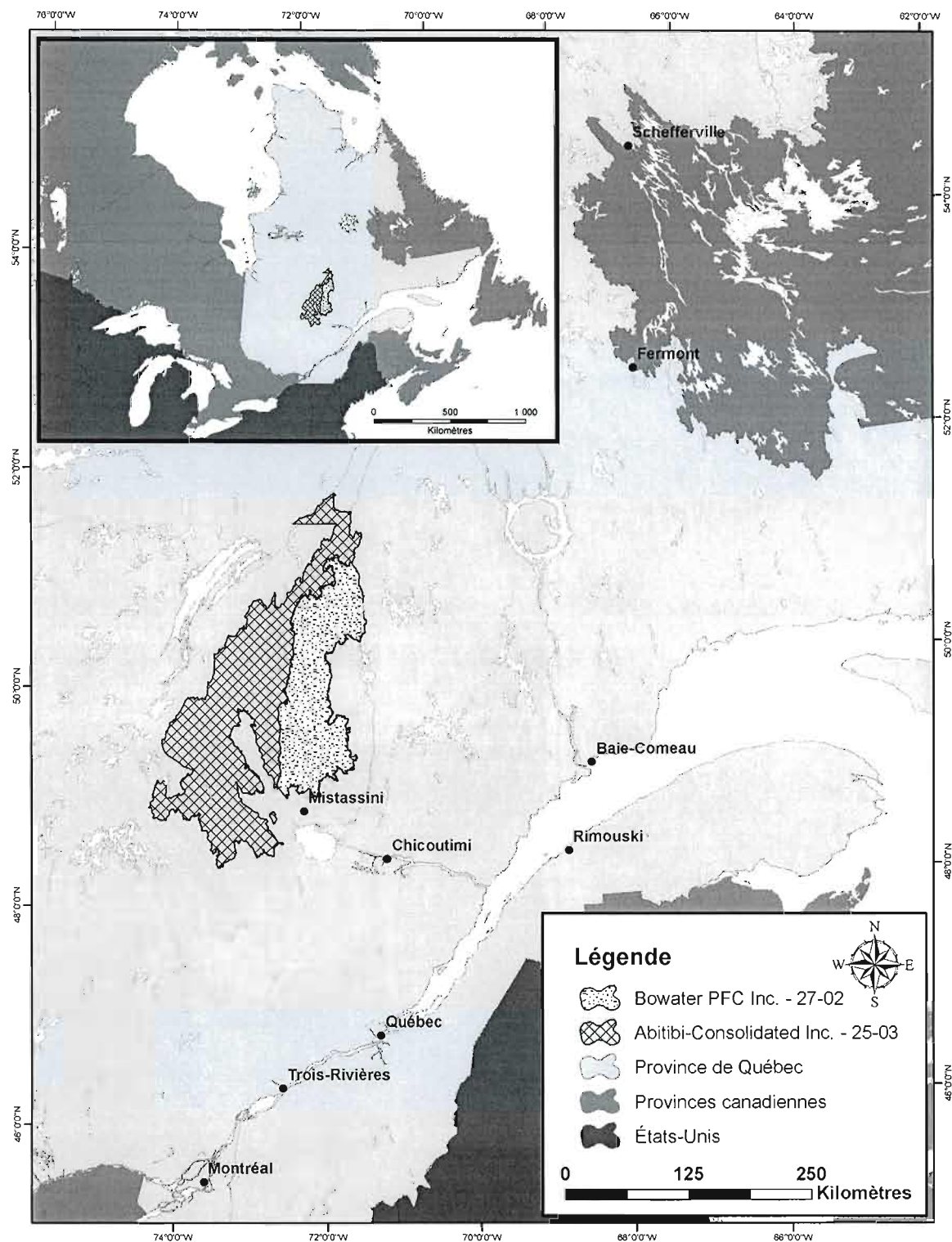


Figure 1. Localisation de l'aire d'étude et du territoire respectif de chacun des deux industriels forestiers partenaires.

Traitements à l'étude

Relativement aux deux premiers objectifs (voir l'introduction générale), 25 sites d'études ont été sélectionnés, soit cinq par traitement: trois types de structures forestières résiduelles (SFR; voir la figure 1 de l'introduction générale), un type de parterre en régénération ainsi que des forêts témoins (Figure 2). Les traitements se caractérisaient comme suit :

- ✓ **5 méga-blocs (MB):** SFR variant de 200 à 300 ha, devant représenter 10 % du parterre d'intervention, donc isolées d'un autre méga-bloc par 1 800 à 2 700 ha de coupes totales récentes, où la seule autre forêt résiduelle réfère à des séparateurs de coupe riverains (> 40 m de largeur, laissés le long des cours d'eau permanents; voir art. 2 du RNI, Gouvernement du Québec 2006).
- ✓ **5 mosaïques « récentes » (YM):** SFR de 80 à 100 ha, isolées par la coupe en 2001 et distribuées en damier; conséquemment, ~ 50 % des parterres d'intervention étaient récoltés lors des inventaires. Les mosaïques récentes (YM) étaient distribuées dans un paysage de ~ 10 000 ha, exploité exclusivement en coupe mosaïque en 2001.
- ✓ **5 mosaïques « âgées » (OM):** SFR de 80 à 100 ha, isolées par la coupe en 1996 et distribuées en damier; conséquemment, ~ 50 % des parterres d'intervention étaient récoltés lors des inventaires. Les parterres de coupe adjacents présentaient une régénération plus âgée (6 ans au début de l'étude), mieux établie et développée (1 à 2 m) que les parterres adjacents aux YMs. Les mosaïques âgées (OM) étaient distribuées dans un paysage de ~ 13 000 ha, exploité exclusivement en coupe mosaïque en 1996.

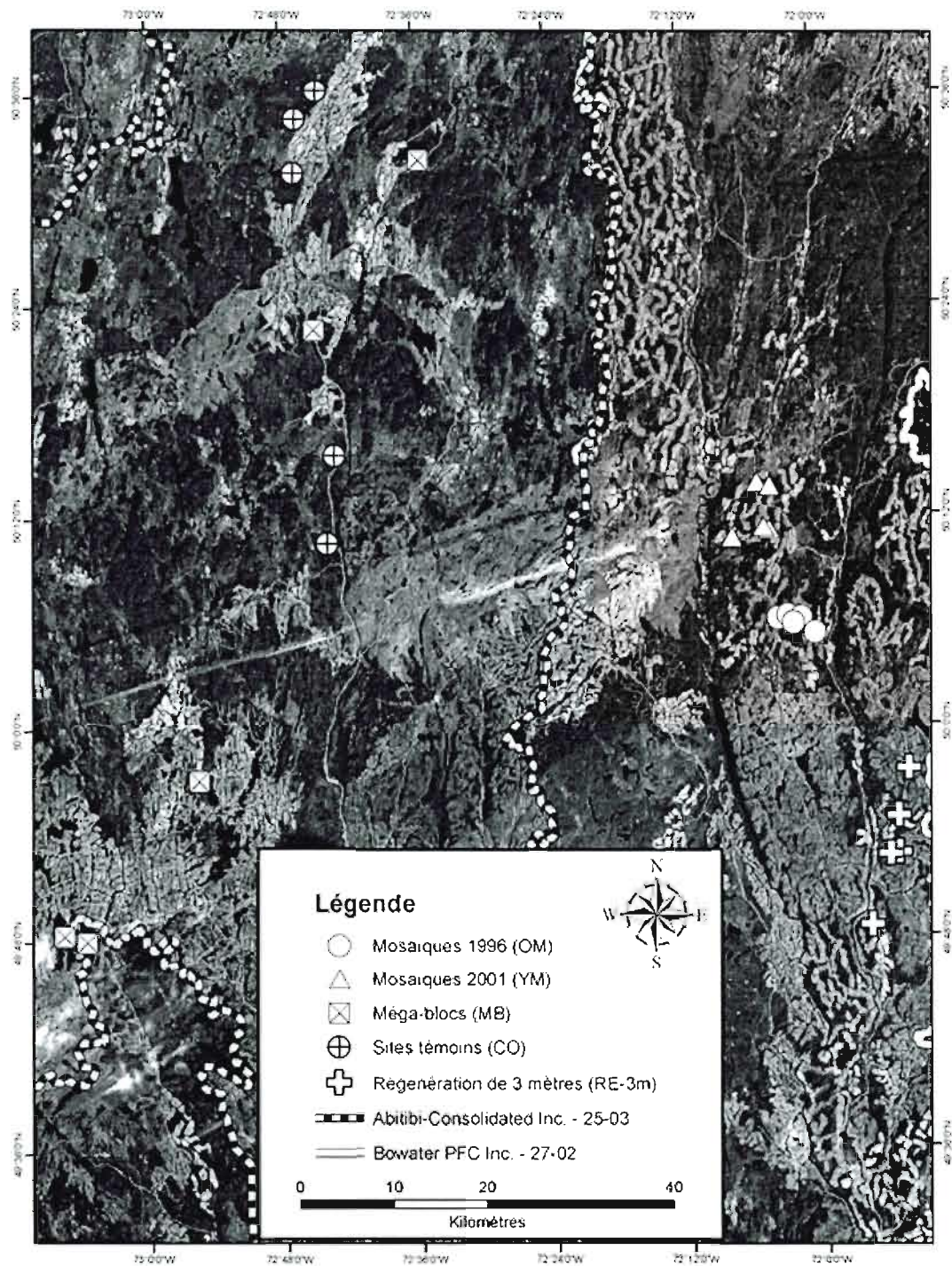


Figure 2. Image satellitaire (LANDSAT – été 2003) du territoire et localisation des 25 sites d'étude. (Source LANDSAT: *Bowater Produits Forestiers du Canada Inc.*). Les zones foncées représentent les peuplements forestiers matures tandis que les zones claires représentent les coupes forestières. La taille des symboles représentant les sites a été augmentée afin de les discerner facilement sur l'image satellitaire; aucun chevauchement n'existe entre les sites qui sont distants d'au moins 1 km.

- ✓ **5 parterres en régénération de 3 m d'hauteur moyenne (RE-3m):**
Parterres de régénération naturelle issus de coupes totales réalisées entre 1988 et 1991 (entre 14 et 17 ans avant le début de l'étude), dont le couvert présentait une hauteur moyenne de 3 m au début de l'étude. Ces sites n'avaient pas subi de traitements d'éclaircie mécanique ou chimique; ils variaient de 71,1 à 249,4 ha et étaient circonscrits par un séparateur de coupe de 60 m de largeur.
- ✓ **5 sites témoins (CO):** Peuplements de forêt mature non perturbée, n'ayant jamais fait l'objet de prélèvements ou de traitements forestiers, localisés à ≥ 500 m à l'ouest du plus proche parterre de coupe et entourés de forêt mature continue sur au moins 3 km au nord, à l'est et au sud, afin de limiter un possible effet de bordure.

Plan d'échantillonnage, variabilité et contraintes logistiques

Dans chaque traitement, les cinq sites (réplicats) ont été choisis aléatoirement parmi les sites du même type présents sur le territoire des deux industriels forestiers partenaires, sans égard à la composition (*i.e.* essences présentes) ou à la structure (*e.g.* densité, hauteur, âge) des peuplements (sauf pour les RE-3m où la hauteur moyenne constituait le facteur de sélection prioritaire). Cette décision visait à refléter la variabilité des types de SFR rencontrés sur le territoire; en effet, la planification forestière ne considère pas toujours les attributs de structure et de composition des SFR et des peuplements en régénération. Les sites sélectionnés couvraient donc une grande variabilité structurale inter-sites et intra-traitements, augmentant le pouvoir explicatif des relations *faune – habitat* mises en évidence. Dans l'optique où une

différence significative serait observée entre deux traitements, cette importante variabilité rendrait les conclusions plus robustes et permettrait d'extrapoler les résultats sur une plus grande portion des paysages exploités.

Il est reconnu que la réplication augmente la précision des estimés tandis que la randomisation limite l'influence des variables spatialement hétérogènes sur la valeur de la variable d'intérêt (Cohen 1994; Legendre & Legendre 1998; Zar 1999). Ainsi, le faible nombre de réplicats considérés lors de la planification de ce projet pouvait limiter la puissance statistique et augmenter la probabilité de conclure à une absence erronée de différence significative entre les traitements (*i.e.* erreur de Type II; Legendre & Legendre 1998). Toutefois, dans ce type d'expérience, la réplication des traitements est rapidement limitée, tant par la disponibilité des sites expérimentaux sur le territoire à l'étude (relativement à la portion de territoire exploitable annuellement par les industriels) que par les contraintes logistiques associées aux travaux d'inventaires (*e.g.* temps, main-d'œuvre, équipements). Ces contraintes sont d'autant plus importantes lorsque les différents types de SFR comparés sont de grande superficie (variant entre 85 et 300 ha). Ce problème a été en partie contourné par la modélisation des attributs de structure de peuplement et des caractéristiques du paysage afin d'expliquer la forte variabilité inter-réplicats et intra-traitement (voir la section sur les *Modèles d'Utilisation d'Habitat* ou *MUHs*).

Les écosystèmes naturels sont spatialement structurés et cette structure peut avoir une influence notable sur les résultats d'une expérimentation (voir la section sur l'*autocorrélation spatiale*). Toutefois, il est possible de considérer en partie la structure spatiale d'un écosystème à l'étude à partir du plan d'échantillonnage (Legendre *et al.* 2004). Plusieurs travaux empiriques ont été conçus pour prendre en compte la structure spatiale de l'environnement depuis l'avènement des dispositifs en blocs randomisés introduits au début du XX^e siècle par Ronald A. Fisher (Fisher 1926). Depuis, bon nombre de travaux se sont intéressés à l'ajustement des dispositifs

expérimentaux sur le contrôle de la spatialisation des données (*e.g.* Hurlbert 1984; Dutilleul 1993, 1998; Legendre *et al.* 2002, 2004; Legendre & Borcard 2006), soulignant notamment qu'afin d'éviter de fausses conclusions, le dispositif expérimental doit *considérer* l'échelle d'hétérogénéité présente dans un écosystème (Dutilleul 1998).

Suivant une modélisation très élaborée de l'impact de la structure spatiale et du dispositif expérimental sur les résultats d'une expérience empirique, Legendre *et al.* (2004) font entre autres les recommandations suivantes: 1) le positionnement totalement aléatoire d'unités expérimentales ne devrait être utilisé que lorsque l'aire d'étude est complètement homogène; 2) pour un effort d'échantillonnage constant, un dispositif présentant un grand nombre de blocs de petite taille, bien dispersés dans l'aire d'étude, mène à plus de puissance statistique en présence d'autocorrélation spatiale puisque les petits blocs sont davantage homogènes. Le dispositif expérimental de la présente thèse considère en partie ces deux recommandations.

En effet, chacun des 25 sites a été divisé en grilles de 150 x 150 m (Figure 3) et cinq de ces grilles ont été aléatoirement sélectionnées comme unités expérimentales. Dans chacune de ces grilles, neuf parcelles circulaires permanentes de 1 m de rayon ont été placées, espacées de 50 m sur trois transects disposés en quinconce, pour un nombre total de 1 125 parcelles en 125 grilles. Chaque parcelle a été géoréférencée (précision de ± 5 m) afin de réaliser les analyses de paysage et de calculer des coordonnées principales de matrice de voisinage (CPMV; voir plus bas).

Les sites étaient éloignés d'au moins 1 km les uns des autres afin de limiter la pseudoréplication. Certaines contraintes logistiques ont toutefois compromis la distribution homogène des sites appartenant aux différents traitements. En effet, certains traitements n'étaient représentés que sur le territoire d'un des deux industriels partenaires.

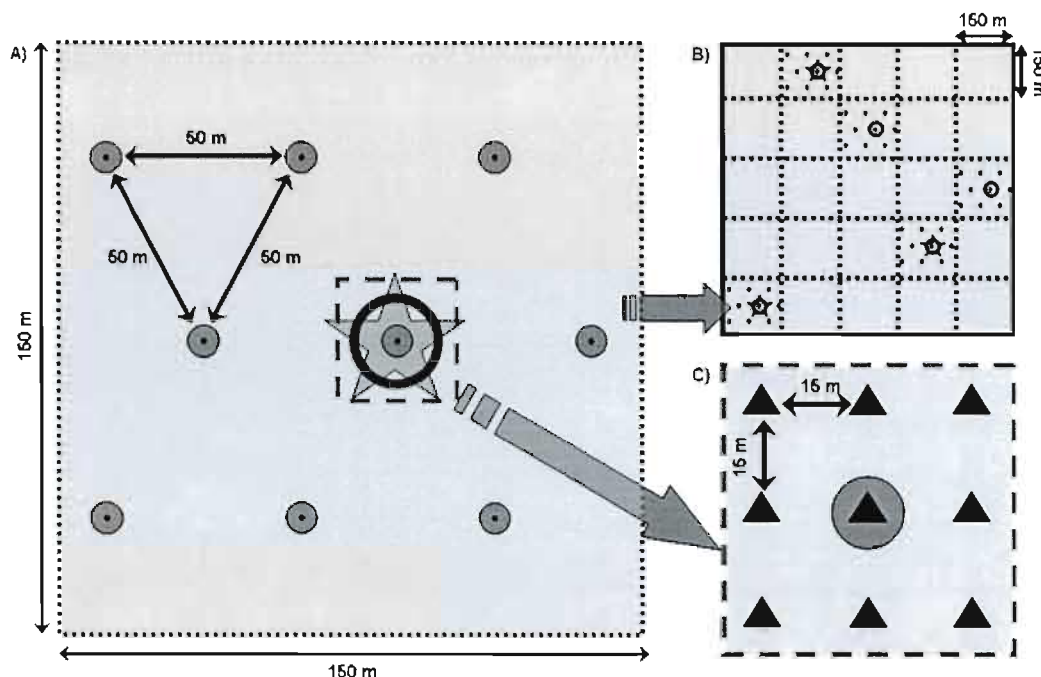


Figure 3. Dispositif expérimental de chaque site d'étude. Cinq grilles de (150 x 150 m) contenant neuf parcelles d'échantillonnage de 1 m de rayon (cercles gris pleins), disposées en quinconce et espacées de 50 m (A), ont été réparties aléatoirement dans chaque site pour le décompte de crottins et l'estimation du couvert. Les inventaires forestiers (cercles noirs ouverts) ont été réalisés dans la parcelle centrale de chacune des cinq grilles (B),

Ainsi, les méga-blocs sont issus d'une demande de dérogation d'*Abitibi-Consolidated Inc.* à l'article 25.3 de la *Loi sur les forêts* (MRN 2003b) ministérielle et n'étaient (au début de l'étude) réalisés que sur leur CAAF, tandis que la coupe en mosaïque, qui a fait force de loi à partir de 2002 seulement, était utilisée par *Bowater PFC Inc.* depuis 1995. Les parterres de coupe en mosaïque récoltés durant la même année étaient de plus relativement concentrés à l'intérieur des parterres annuels d'intervention, tout comme les parterres en régénération d'une hauteur moyenne de 3 m, issus d'interventions concentrées dans le temps (entre 1988 et 1991). Finalement, afin de limiter les effets de bordure et considérant que les massifs de forêt mature de grande taille étaient peu disponibles dans toute l'aire d'étude (particulièrement chez *Bowater PFC Inc.* via la coupe en mosaïque qui fragmente le

territoire de manière notoire; voir Figure 2), les sites témoins ont été localisés chez *Abitibi-Consolidated Inc.*

Limites induites par le dispositif expérimental

L'ensemble de ces contraintes logistiques apparaît donc en opposition avec une distribution aléatoire des réplicats de chaque traitement (Hurlbert 1984), suggérant une potentielle dépendance spatiale entre les sites d'échantillonnage qui pourrait être confondante relativement aux différences inter-traitements pour les variables dépendantes étudiées. La section suivante résume diverses méthodes de contrôle des structures spatiales qui permettent de corriger (souvent *a posteriori*) une part des problèmes en découlant lors de l'analyse statistique des données (Keitt *et al.* 2002).

La littérature scientifique présente deux modèles à la base des structures spatiales observées en milieu naturel, à savoir: 1) la *dépendance spatiale*, un modèle impliquant que la variable dépendante est spatialement structurée en raison de sa dépendance à une ou plusieurs variables indépendantes elles-mêmes spatialement structurées [Legendre *et al.* (2002); Legendre & Borcard (2006); voir les modèles de contrôle des systèmes environnementaux développés par Whittaker (1956) et Bray & Curtis (1957)]; et 2) l'*autocorrélation spatiale*, un modèle statuant que la valeur de la variable dépendante y à un site j est le résultat d'un processus dynamique intrinsèque à y et dont l'influence varie en fonction de la distance géographique entre les sites j (Legendre *et al.* 2002; Legendre & Borcard 2006). Ces auteurs soulignent toutefois que ces deux causes sont souvent combinées en milieu naturel: la dépendance spatiale génère les structures spatiales de grande envergure tandis que l'autocorrélation spatiale induit les structures spatiales à plus fine échelle. En ce sens, le terme 'autocorrélation spatiale' est utilisé dans la suite de cette thèse pour référer au concept de 'dépendance & autocorrélation spatiales'.

Selon Keitt *et al.* (2002), les modèles de relations *faune – habitat* qui ignorent l'autocorrélation spatiale sont susceptibles de: 1) placer une emphase surestimée et injustifiée sur les variables environnementales; 2) masquer les vraies relations *faune – habitat*; et 3) résulter en l'omission de variables importantes dans la sélection de modèles. Ainsi, la présente thèse se devait de considérer les relations *faune – habitat* (voir plus bas la section sur les *MUHs*) tout en prenant en compte l'autocorrélation présente dans l'écosystème étudié.

L'AUTOCORRÉLATION SPATIALE ET L'ÉTUDE DES RELATIONS FAUNE-HABITAT

Définitions, exemples et importance du concept d'autocorrélation spatiale

Un des principaux enjeux dans l'étude des relations *faune–habitat* consiste à recueillir des données à une échelle adéquate tant dans le temps que dans l'espace (Vaughan & Ormerod 2003; Rushton *et al.* 2004). La majorité des systèmes naturels ne sont pas spatialement homogènes et présentent une structure spatiale plus ou moins complexe (Dale 1999; Borcard & Legendre 2002; Dale *et al.* 2002). Parmi ces structures spatiales, l'autocorrélation constitue une propriété générale des variables écologiques (Fortin 1999; Fortin & Payette 2002), voire même de toute variable mesurée le long d'un gradient géographique (Legendre 1993), dépendamment de l'échelle à laquelle la dite variable est mesurée puis analysée (Fortin & Payette 2002). La distribution spatiale des espèces et l'hétérogénéité des habitats dans lesquels ces espèces sont étudiées ont une influence marquée sur les relations *faune – habitat* et la structure des communautés fauniques (Keitt *et al.* 2002). Les écologistes sont de plus en plus au fait des problèmes induits par l'autocorrélation spatiale présente dans la majorité des données écologiques et s'évertuent à la quantifier et à l'inclure dans leur compréhension des processus étudiés (*e.g.* Legendre 1993; Borcard & Legendre

2002; Liebhold & Gurevitch 2002). En milieu naturel, des échantillons (individus ou observations) qui sont rapprochés tendent à être plus similaires que d'autres plus éloignés les uns des autres, un phénomène dû en partie à l'autocorrélation spatiale (Dale & Fortin 2002; D'Aubigny 2006; Legendre & Borcard 2006). L'autocorrélation spatiale se définit donc comme une dépendance entre des observations qui est induite par leur proximité dans l'espace (Legendre 1993; Legendre & Legendre 1998).

Effets de l'autocorrélation spatiale sur les résultats d'analyses statistiques

En violant la prémisse d'indépendance des observations de la majorité des analyses statistiques, ne pas considérer l'autocorrélation spatiale des attributs des écosystèmes étudiés peut biaiser de manière importante les résultats d'analyse (Legendre 1993; D'Aubigny 2006) et mener à une surestimation des effets des variables environnementales sur les variables de distribution d'espèces et, conséquemment, une sous-estimation de l'erreur (Dale & Fortin 2002; Fortin & Payette 2002). Ce biais est d'autant plus important lorsque les données dépendantes et indépendantes sont toutes deux spatialement structurées (Legendre *et al.* 2002). Dans une analyse statistique « classique », une parcelle échantillon compte pour un degré de liberté, permettant de définir correctement le terme d'erreur et de générer la distribution statistique appropriée pour l'analyse choisie. Toutefois, le manque d'indépendance de données autocorrélées fait en sorte que l'ajout d'une parcelle-échantillon supplémentaire (par exemple) ne génère pas un degré de liberté supplémentaire, puisque la donnée issue d'une parcelle voisine informe beaucoup sur la valeur que prendra la donnée associée à la nouvelle parcelle-échantillon (Legendre 1993). De ce fait, la fréquence d'erreur de Type I [*i.e.* l'incapacité à rejeter l'hypothèse nulle lorsqu'il n'y a pas d'effet de la variable environnementale sur la variable dépendante (Legendre & Legendre 1998)] augmente considérablement (Legendre *et al.* 2002) et la puissance statistique diminue (Legendre *et al.* 2004).

Ainsi, plus la distance est faible entre deux parcelles-échantillons, plus le nombre de parcelles nécessaires pour couvrir la même distance est élevé et plus la probabilité de mesurer des valeurs similaires dans deux parcelles conjointes est élevée (Fortin 1999). Conséquemment, pour une même distance (ou surface), il est possible d'affirmer que la taille d'échantillon effective est inversement proportionnelle au degré d'autocorrélation spatiale (Fortin 1999); en fonction du dispositif expérimental préconisé, l'importance de l'autocorrélation spatiale peut ainsi s'avérer significative ou non, tout comme l'influence de valeurs extrêmes sur la précision de l'estimé. Dans la présente thèse (voir les chapitres III et IV), l'utilisation de la grille de 3 x 3 parcelles (voir Figure 3; donc le calcul des moyennes issues des 9 parcelles) comme unité d'échantillonnage permet de corriger en partie ces biais par l'obtention d'un estimé plus conservateur (*i.e.* moyenne de moyenne).

Autocorrélation spatiale : du problème au paradigme

Legendre (1993) soulevait l'importance de considérer la structure spatiale des systèmes écologiques en présentant l'autocorrélation spatiale non pas comme un problème, mais plutôt comme un paradigme de la vision « classique » de plusieurs écologistes, une vision homogène d'un environnement hétérogène auquel on tente d'appliquer des analyses statistiques sans en respecter (entre autres) les prémisses d'indépendance des données [voir également Borcard & Legendre (2002), Legendre & Borcard (2006) ainsi que Dray *et al.* (2006) sur cette question]. Selon la vision classique, Legendre (1993) propose par exemple que les carnivores ne se trouveraient pas près de leurs proies, que les partenaires sexuels seraient dispersés aléatoirement dans le paysage, tout comme les nouveaux-nés seraient disséminés sans égards aux habitats les plus favorables à leur survie, etc. Cette démonstration par l'absurde montre bien que les écosystèmes et les processus que nous étudions en biologie sont spatialement structurés par des pressions écologiques diverses.

Le vrai « problème » issu de la prise de conscience d'autocorrélation spatiale à l'intérieur des données écologiques relève des difficultés d'application des tests d'hypothèse (Legendre 1993). Puisqu'il est indéniable que plusieurs processus écologiques présentent une distribution géographique contagieuse et que cette hétérogénéité peut avoir plusieurs causes à plusieurs échelles (*e.g.* climat, croissance populationnelle, dispersion géographique, mortalité différentielle, organisation sociale, compétition, territorialité, hétérogénéité de l'habitat), ce problème notoire en écologie (ou ce paradigme, selon l'école de pensée) réside dans l'identification et l'explication de la variabilité géographique des communautés écologiques (Legendre 1993; Keitt *et al.* 2002; Perry *et al.* 2002; Griffith & Peres-Neto 2006). Ainsi, l'autocorrélation spatiale présente dans un écosystème (tant au niveau des espèces que des variables environnementales) se doit d'être connue, étudiée, considérée et quantifiée (Legendre 1993; Fortin 1999; Liebhold & Gurevitch 2002).

Description, modélisation et contrôle de l'autocorrélation spatiale

Legendre *et al.* (2002) soulignent l'importance de connaître la structure spatiale des données et de considérer spécifiquement l'autocorrélation spatiale afin d'ajuster efficacement l'analyse statistique et d'améliorer le dispositif expérimental. Pour ce faire, une large variété de méthodes ont été proposées au cours des dernières décennies et ce, plus ou moins indépendamment dans plusieurs sciences connexes (*e.g.* géologie, géographie, écologie, hydrologie): le sous-échantillonnage, l'ajustement de l'erreur de type I, l'ajustement de la taille d'échantillon effective (correction de Dutilleul), les approches de Mantel, les dimensions fractales, le modèle SADIE, les modèles autorégressifs, la modélisation des structures d'autocorrélation (*e.g.* redressement polynomial, surfaces de tendance polynomiale) et la permutation-randomisation (voir Borcard *et al.* 1992; Legendre 1993; Griffith & Layne 1999; Dale & Fortin 2002; Dale *et al.* 2002; Legendre *et al.* 2002; Perry *et al.* 2002; Griffith &

Peres-Neto 2006; Legendre & Borcard 2006). Parmi ces différentes approches, Dale & Fortin (2002) suggèrent que la modélisation de la structure d'autocorrélation constitue l'approche à prioriser.

Que ce soit en considérant l'aspect spatial comme prédicteur (pour expliquer les phénomènes d'autocorrélation) ou comme covariable (pour ajuster les modèles d'associations *faune – habitat*), la modélisation de la structure d'autocorrélation permet de tenir compte de l'autocorrélation spatiale des systèmes étudiés (Legendre 1993; Borcard & Legendre 2002; Griffith & Peres-Neto 2006). La méthode préconisée dans la présente thèse devait toutefois pouvoir s'inclure à des modèles de régression multiple afin de bien discriminer l'influence des variables de structure des peuplements et de caractérisation du paysage et ce, afin de contrôler la portion 'spatiale' de la variation des abondances fauniques. De plus, cette approche devait permettre une partition efficace de la variance expliquée. Trois méthodes relativement nouvelles de contrôle et d'explication de l'autocorrélation spatiale, basées sur des analyses de fonctions propres (*i.e. eigenfunctions*), répondaient à ces critères: la surface de tendance polynomiale (Borcard *et al.* 1992; Legendre & Legendre 1998), le filtre spatial de matrices géographiques de connectivité (Griffith 2000, 2003; Getis & Griffith 2002) et les coordonnées principales de matrices de voisinage (CPMV) (Borcard & Legendre 2002; Borcard *et al.* 2004; Legendre & Borcard 2006). Cette dernière méthode (CPMV) a été préférée en raison de sa facilité d'application, de sa flexibilité et de son fort potentiel de détection, de quantification et de contrôle de l'autocorrélation spatiale et ce, à plusieurs échelles (Borcard & Legendre 2002; Dray *et al.* 2006; Griffith & Peres-Neto 2006).

Coordonnées Principales de Matrices de Voisinage (CPMV)

Origine de l'approche

Les coordonnées principales de matrices de voisinage [CPMV; de l'anglais *Principal Coordinates of Neighbour Matrices (PCNMs)*] constituent un exemple de modèle d'autocorrélation spatiale utilisable en écologie pour représenter la complexité et la variabilité structurale d'un dispositif expérimental d'un point de vue tant spatial que temporel (Borcard & Legendre 2002; Griffith & Peres-Neto 2006). Elles correspondent à une décomposition spectrale des relations spatiales présentes entre les différents sites d'échantillonnage d'une étude en créant des variables correspondant à toutes les échelles spatiales perçues dans une base de données (Borcard *et al.* 2004). Ce faisant, elles s'insèrent dans le cadre plus général des cartes de distances de vecteurs propres (*DBEM*), lui-même un sous-ensemble des cartes de vecteurs propres de Moran (*MEM*) (Dray *et al.* 2006). Les CPMVs sont de plus en plus utilisées en écologie (*e.g.* Borcard *et al.* 2004; Brind'Amour *et al.* 2005; Legendre *et al.* 2005).

Comparaison des CPMVs et des surfaces polynomiales

Tout comme l'approche par surfaces polynomiales, une des approches très populaire de modélisation des structures spatiales (voir Borcard *et al.* 1992 pour plus de détails), les CPMVs peuvent être facilement incorporées à une approche de régression multiple, de modèle linéaire général (GLMs) et d'analyse canonique de redondance (RDA) (Borcard & Legendre 2002; Griffith & Peres-Neto 2006). Dans le cadre de cette thèse, les CPMVs ont été préférées aux surfaces de tendance polynomiales afin de pouvoir modéliser des structures spatiales complexes dans des

paysages hétérogènes en utilisant un dispositif expérimental à espacement irrégulier (Norcliffe 1969; Borcard & Legendre 2002), ce que ne permet pas la méthode des surfaces polynomiales (Dray *et al.* 2006). De plus, bien que largement utilisée (voir Legendre & Legendre; Dray *et al.* 2006), la surface polynomiale ne permet de modéliser que les structures spatiales de grande échelle, contrairement à un modèle d'autocorrélation plus complexe qui capture les variations spatiales locales (Legendre & Borcard 1994; Borcard & Legendre 2002). La modélisation à plus fine échelle à l'aide d'une surface polynomiale génère un trop grand nombre de termes, le troisième ordre (avec 9 termes) étant l'ordre le plus élevé utilisable pratiquement, en dépit d'une faible résolution spatiale (Borcard & Legendre 2002; Legendre & Borcard 2006). À l'inverse, l'approche CPMVs vise à reconstruire les patrons spatiaux en partant des relations à fine échelle plutôt que des tendances à grande échelle. Utilisées dans l'approche de partition de la variance retenue dans les chapitres III et IV (voir ci-après), les CPMVs sont plus performantes que les surfaces polynomiales relativement à l'isolement des variances spatiales uniques et partagées (Borcard & Legendre 2002; Dray *et al.* 2006).

CPMV : la mécanique d'utilisation

La méthode des CPMVs (voir la Figure 1 de Borcard & Legendre 2002) consiste en une décomposition en valeurs propres (*i.e. eigenvalues*), suite à une analyse en coordonnées principales (PCoA), d'une matrice tronquée de distances géographiques (*i.e. euclidiennes*) entre les différents sites d'échantillonnage. De cette décomposition, les vecteurs propres (*i.e. eigenvectors*) possédant des valeurs propres positives sont utilisés comme descripteurs spatiaux (ou variables indépendantes spatiales) dans une approche de régression ou d'analyse canonique. Cette méthode peut être perçue comme une extension de l'utilisation des matrices de distances Euclidiennes

incorporées aux tests de Mantel et de Mantel partiels par Legendre & Troussellier (1988) (Borcard *et al.* 2004).

Pas à pas, il s'agit donc de construire une matrice de distances euclidiennes entre les divers sites d'échantillonnage à partir des coordonnées de longitude (x) et de latitude (y) de chacune des grilles d'échantillonnage. Cette matrice de distances est ensuite divisée suivant un seuil de rupture imposé (*'threshold distance'*) équivalent à quatre fois la longueur minimale entre les deux points consécutifs les plus éloignés, ce qui permet de rejoindre seulement les unités voisines les plus proches et d'attribuer une valeur arbitrairement grande aux distances euclidiennes supérieures au point de rupture. Les auteurs de cette méthode ont démontré que le facteur multiplicatif de 4x utilisé pour discriminer les unités voisines des distances plus grandes générerait des coordonnées principales proportionnellement équivalentes (voir Borcard & Legendre 2002; Dray *et al.* 2006 pour plus de détails). Par la suite, une analyse en coordonnées principales (PCoA) est réalisée afin de représenter l'information spatiale dans une forme compatible avec la régression multiple ou les méthodes d'ordination canonique (matrice *objet – variable*). Les valeurs propres nulles et négatives peuvent ensuite être exclues en raison de leur représentation sous forme de nombres complexes, les valeurs propres positives (donc la partie tronquée de la matrice) expliquant efficacement les composantes recherchées des patrons spatiaux (Borcard & Legendre 2002).

Dray *et al.* (2006) ont toutefois montré que standardisées, toutes les valeurs propres peuvent être utilisées pour modéliser encore plus efficacement l'autocorrélation à grande échelle, tant positive que négative. Pour les données présentées dans cette thèse, une telle standardisation a été effectuée lors des analyses suivant la méthode décrite dans une conférence présentée par le Dr. Legendre (*Colloque de modélisation spatiale en sciences géomatiques, géographiques et forestières*, tenu à l'Université Laval le 15 avril 2005). Finalement, les coordonnées

principales des valeurs propres (positives ou standardisées) résultant de cette opération peuvent être utilisées comme variables indépendantes ‘spatiales’ dans une régression multiple ou une analyse canonique (RDA, CCA) (Borcard & Legendre 2002; Borcard *et al.* 2004; Dray *et al.* 2006).

Application des CPMVs aux Modèles d’Utilisation d’Habitat (MUHs)

Dans cette thèse, les relations entre l’abondance de chaque espèce faunique et les variables environnementales (*i.e.* structure de peuplement et caractéristiques du paysage) ont été établies à l’aide de modèles de régression multiple, sous la forme de modèles (ci-après nommés Modèles d’Utilisation d’Habitat ou MUHs). Comme l’objectif était davantage de contrôler pour l’effet de la spatialisation du dispositif expérimental sur les densités fauniques observées que d’estimer précisément l’ampleur de cet effet, une sélection pas à pas des différents termes CPMVs (vecteurs propres) a été effectuée pour chaque espèce. Les CPMVs retenues ont ensuite été incluses au modèle de régression multiple entre l’abondance des espèces et les variables environnementales sélectionnées (Borcard & Legendre 2002; Borcard *et al.* 2004; Legendre *et al.* 2005). Cette approche permettait de conserver de la puissance statistique en limitant la perte de degrés de liberté (Legendre & Legendre 1998; Zar 1999). Toutes les procédures de sélection pas à pas utilisées lors de la construction des MUHs ont été réalisées avec une tolérance de 0,25 afin de réduire l’intensité des corrélations entre les différentes variables indépendantes et, conséquemment, réduire la probabilité d’erreurs de Type I et de Type II (Westfall *et al.* 1998). Comme les CPMVs sont des vecteurs propres orthogonaux (Borcard & Legendre 2002), l’augmentation de la tolérance s’avérait toutefois inutile pour limiter la multicollinéarité de ce groupe de variables indépendantes. Tous les calculs ayant généré les CPMVs ont été réalisés avec le logiciel *SpaceMaker 2* (Borcard & Legendre 2001) pour les chapitres III et IV, indépendamment pour chaque grand

groupe d'espèces [*i.e.* oiseaux vs espèces 'terrestres' (lièvre, campagnol et téttras)], en raison du nombre différent d'unités d'échantillonnage.

Limites d'utilisation des CPMVs

Le nombre de CPMVs obtenu suite à la routine décrite ci-dessus devrait correspondre à environ 67 % du nombre de sites utilisés lorsque le dispositif expérimental est régulier et linéaire, ou à moins lorsqu'il est irrégulier et hétérogène (Borcard & Legendre 2002; Borcard *et al.* 2004). Dans la présente thèse, 6 et 19 CPMVs ont respectivement été obtenus dans les chapitres III et IV. La distance utilisée comme point de rupture ainsi que la distribution hétérogène et complexe des sites d'échantillonnage limitent le nombre de CPMVs potentiels puisque retenir des sites voisins plus éloignés génère moins de coordonnées principales et fait disparaître celles reliées aux structures spatiales les plus fines (Borcard & Legendre 2002; Dray *et al.* 2006). L'ajout de sites fictifs pour combler les 'vides' entre les sites d'échantillonnage avant de modéliser les CPMVs aurait permis d'obtenir des CPMVs expliquant les structures spatiales les plus fines, mais cette opération aurait été réalisée au dépend de l'orthogonalité de la matrice de CPMVs (Borcard *et al.* 2004), une caractéristique priorisée dans cette thèse. Bien qu'intéressantes, ces CPMVs à faibles périodes sinusoïdales sont toutefois celles qui présentent le plus de distorsion (Borcard & Legendre 2002); la distance de point de rupture utilisée était conséquemment plus grande, visant à limiter cette distorsion à fine échelle. Malgré la puissance des CPMVs à détecter l'autocorrélation spatiale, il est possible qu'une part de l'autocorrélation spatiale n'a ainsi pu être modélisée (et par le fait même contrôlée). Toutefois, les corrélogrammes de Moran réalisés sur les résidus de chacun des MUHs ne montraient qu'une très faible autocorrélation résiduelle, soulignant que la méthode utilisée contrôle la majorité de l'autocorrélation spatiale présente dans les bases de données utilisées dans les prochains chapitres.

SÉLECTION DES MODÈLES D'UTILISATION D'HABITAT (MUHS)

Objectifs de l'approche et inférence scientifique

Dans une revue de littérature traitant des effets de l'exploitation forestière sur les populations d'oiseaux, Sallabanks *et al.* (2000) rapporte que la majorité (67 %) des 95 études considérées (publiées entre 1972 et 1997) comportaient quatre réplicats et moins par traitement, tandis que 27 % n'en comportaient qu'un seul. De plus, bien que des données d'habitat aient été récoltées dans la majorité des études (63 %), principalement dans le but de comparer les traitements entre eux, les relations *faune – habitat* ont été ignorées dans 77 % des cas (Sallabanks *et al.* 2000). Or, Hurlbert (1984) définissait que le succès d'une expérience issue de données empiriques dépendait du contrôle des facteurs confondants non considérés qui peuvent influencer fortement les résultats obtenus. De plus, Sallabanks *et al.* (2000) suggéraient que sans une analyse détaillée des relations *faune – habitat* basée sur une approche multivariée, il est difficile d'établir des relations mécanistiques ou du moins probabilistes entre les différences de composition des communautés fauniques et la structure forestière. À titre d'exemple, savoir qu'une espèce est plus abondante dans une coupe que dans la forêt résiduelle adjacente constitue une information utile certes, mais il peut s'avérer très difficile de proposer des recommandations concrètes d'aménagement si les caractéristiques de l'habitat responsables de cette différence ne sont pas connues (*e.g.* structure et composition de la strate arbustive) (Sallabanks *et al.* 2000).

Déterminer les causes de la structure et des patrons de distribution des communautés fauniques (*i.e.* occurrence ou abondance d'individus et d'espèces) dans des paysages naturels ou perturbés constitue un objectif très important et fréquent des études écologiques (Wintle *et al.* 2003; Peres-Neto *et al.* 2006). Pour ce faire, l'inférence statistique est utilisée pour établir des bases de compréhension de

phénomènes complexes à partir de modèles qui font interagir des paramètres descripteurs du phénomène à l'étude (Burnham & Anderson 2001). L'inférence vise deux objectifs primordiaux distincts: d'une part la *description / interprétation du système*, *i.e.* l'identification d'un modèle regroupant les variables qui sont d'un intérêt biologique particulier, et, d'autre part, l'*explication du système*, *i.e.* l'identification du 'meilleur' modèle et l'estimation précise de ses paramètres dans une optique prédictive (Burnham & Anderson 2001; Shtatland *et al.* 2001; Ginzburg & Jensen 2004). Il incombe donc de minimiser le risque total, soit la somme du risque de modélisation (*i.e.* le *biais*: la probabilité d'exclure une variable importante du modèle final) et du risque d'estimation (*i.e.* la *variance*: l'erreur d'estimation qui survient en forçant une variable importante dans l'espace multidimensionnel du modèle final) (Bozdogan 2000). Pour ce faire, le modèle d'approximation retenu doit minimiser la perte d'information et discriminer efficacement le bruit (*i.e.* entropie) de l'information structurelle présente dans les données (Burnham & Anderson 2001).

Dans cette optique d'inférence, Peres-Neto *et al.* (2006) soulignent que les modèles reliant les caractéristiques d'habitat à la structure des communautés devraient répondre aux interrogations suivantes :

1) *À quel point la distribution d'une ou plusieurs espèces est-elle bien expliquée par les variables prédictives utilisées ?* Cette question réfère à la puissance d'un modèle dans un contexte de conservation ou de gestion; c'est dans cette optique que plusieurs variables d'habitat ont été utilisées pour bâtir des modèles statistiques expliquant les abondances observées dans les différents paysages à l'étude (voir les chapitres III et IV). Il incombe cependant de garder à l'esprit qu'un modèle n'est qu'une représentation simplifiée – et non simpliste – de la 'vérité'; George Box n'écrivait-il pas que '*tous les modèles sont faux, mais certains sont utiles*' (voir Burnham & Anderson 2001) ? L'objectif général est donc de trouver *un* modèle qui, à

l'aide des données disponibles, permet d'approximer le plus efficacement la réalité pour être utilisé à des fins appliquées (Eberhardt 2003). Cette section s'intéresse donc aux différentes approches de sélection de modèles utilisables dans le contexte analytique de la régression multiple.

2) *Quelles variables participent le moins à renforcer cette explication et quelles sont les plus prépondérantes ?* Cette seconde question de Peres-Neto *et al.* (2006) fait, quant à elle, état de l'importance heuristique d'hypothèses en compétition afin d'ajuster les mesures de conservation et de gestion des espèces et des écosystèmes étudiés. Cette question a mené l'utilisation de la partition de la variance comme approche permettant d'établir la contribution respective des différents groupes de prédicteurs utilisés à l'explication des variations d'abondances observées (voir plus bas la section '*Partition de la variance*').

Régression multiple, parcimonie et 'modèle minimum adéquat'

Fréquemment, les données écologiques sont 'observationnelles' (*i.e.* que la variance dans la base de données n'a pas été générée par une manipulation expérimentale), ce qui complique la discrimination des facteurs causaux ou des prédicteurs expliquant le mieux les phénomènes observés et, du même coup, limite l'écologiste à décrire le système à l'aide de modèles empiriques (Whittingham *et al.* 2006). La régression multiple, une méthode bien établie auprès des écologistes et des biologistes de la conservation a été préconisée afin de développer des inférences relatives aux déterminants abiotiques affectant une ou plusieurs espèces (McQuarrie & Tsai 1999; MacNally *et al.* 2000, 2002; Guthery & Bingham 2007). L'utilisation de la régression multiple entraîne parfois un problème – voire un autre paradigme – auquel doivent faire face les écologistes, soit la diversité des variables d'intérêt pouvant expliquer les variations observées chez une espèce. La discrimination des

variables prépondérantes parmi celles disponibles peut paraître une tâche lourde et complexe, bien que la surabondance de variables puisse sembler – à tort – séduisante *a priori* (Rushton *et al.* 2004). Ce point prend tout son sens en écologie du paysage, un domaine où le nombre potentiel de variables explicatives est souvent très élevé (Rushton *et al.* 2004).

Le principe de parcimonie souhaite la représentation la plus simple du phénomène étudié et dicte que l'augmentation du nombre de paramètres dans un modèle doit cesser dès que l'on détecte que le prochain paramètre ajouté ne produira pas d'amélioration significative de l'ajustement du modèle résultant aux données (Akaike 1987; Burnham & Anderson 2001; Figure 4). Conséquemment, suivant le principe de parcimonie, les modèles présentant le moins de variables contiennent le moins de stochasticité dans les données en plus d'être davantage généralisables (Derksen & Keselman 1992; Ginzburg & Jensen 2004; Guthery *et al.* 2001, 2005). Ces modèles parcimonieux permettent de plus d'informer sur les relations mécanistiques du phénomène étudié, d'effectuer des prédictions plus rigoureuses et de rendre l'applicabilité moins coûteuse, moins de paramètres devant être mesurés avant l'implémentation (MacNally *et al.* 2000).

De cette réflexion découle la notion de modèle minimum adéquat (Whittingham *et al.* 2006). Comme la quête d'un tel modèle n'est pas simple et directe, nous observons la montée de diverses nouvelles approches de sélection de modèles basées sur la théorie de l'information (Stephens *et al.* 2005) tandis que la plupart des programmes d'analyses statistiques offrent des algorithmes basés sur le maximum de vraisemblance ('*maximum likelihood*').

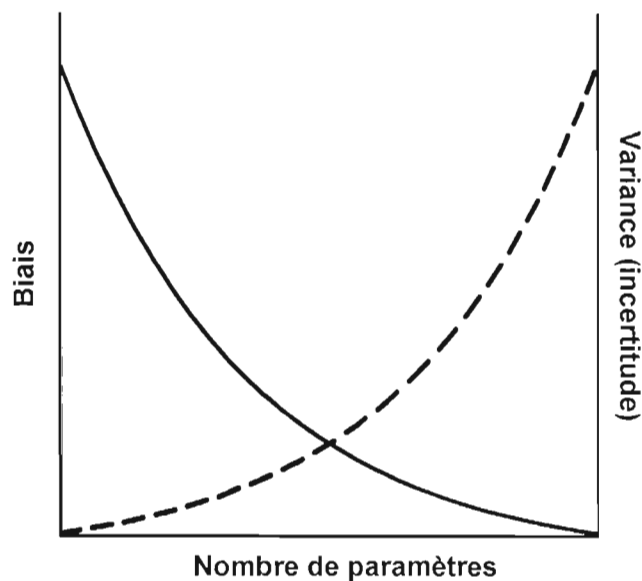


Figure 4. Schématisation du principe de parcimonie illustrant le compromis conceptuel entre le biais (ligne pleine) et la variance (ou l'incertitude du modèle ; ligne pointillée) en fonction du nombre de paramètres estimés dans le modèle. Le 'meilleur' modèle est celui présentant la dimension (*i.e.* le nombre de paramètres) situé le plus près possible de l'intersection des deux lignes, tandis que la réalité se situe loin à la droite de l'intersection. (Adapté de Burnham & Anderson 2001)

La sélection de modèles constitue un outil essentiel et puissant en écologie (Burnham & Anderson 2002; Johnson & Omland 2004). La littérature scientifique est parsemée d'exemples d'utilisation de diverses approches visant à retrancher les prédicteurs non significatifs et d'obtenir un modèle plus parcimonieux (McQuarrie & Tsai 1999; Johnson & Omland 2004; Whittingham *et al.* 2006), et ces approches se regroupent souvent en deux grandes familles : les approches bayésiennes et les approches fréquentistes.

Sélection 'bayésienne'

L'inférence bayésienne constitue une école de pensée qui gagne beaucoup en popularité en écologie numérique face aux approches fréquentistes. À titre comparatif, l'école d'inférence fréquentiste, qui est à la base de la majorité des statistiques 'classiques', s'appuie directement sur les tests d'hypothèse nulle ('*null-hypothesis testing*') (ci-après référé comme THNs) : un tel test compare la probabilité d'obtenir une observation particulière A [soit le rapport entre le nombre de fois qu'une observation A survient (n_A) et le nombre total d'observations (n)] avec une distribution prédéfinie (l'hypothèse nulle) (Ellison 2004). Cette approche s'appuie sur l'acceptation ou le rejet d'une hypothèse nulle (H_0) et, en contrepartie, le rejet ou l'acceptation d'une hypothèse alternative (H_1).

En contrepartie, l'école bayésienne est plutôt supportée par le théorème voulant que '*l'expérience passée doit être considérée comme une base des expériences à venir*' (Pearson 1907). Ainsi, l'information disponible avant la réalisation de l'étude est résumée en un modèle quantitatif (ou une hypothèse) identifiée comme la distribution de probabilité préalable (Ellison 2004). Comparativement à une analyse statistique 'classique', l'approche bayésienne pourrait s'interpréter comme la définition *a priori* des distributions potentielles des valeurs des différentes variables indépendantes, ce qui en encadre et en définit partiellement la résultante. Ellison (2004) stipule que la distribution de probabilité *a posteriori* résulte de l'ajustement des données à la distribution préalable et représente une alternative à la valeur de probabilité P , offrant une mesure directe du degré de confiance qui peut être placé dans un modèle ou une hypothèse.

À titre comparatif, cet auteur dépeint efficacement les quatre différences fondamentales entre l'approche bayésienne et l'approche fréquentiste:

- 1) L'inférence fréquentiste estime la probabilité des données suivant une hypothèse particulière $(P(Y | H))$ tandis que l'inférence bayésienne produit une mesure de probabilité qu'une hypothèse soit vraie à la lumière des données disponibles $(P(H | Y))$;
- 2) L'inférence fréquentiste définit la probabilité en terme d'une série infinie d'événements (en fréquence relative), tandis que l'inférence bayésienne définit la probabilité comme un degré de 'croyance' dans la vraisemblance d'un événement;
- 3) L'inférence bayésienne utilise les connaissances antérieures en complément des données échantillonnées pour orienter l'estimation de certains paramètres, tandis que l'inférence fréquentiste n'utilise que les données échantillonnées. Le calcul d'une valeur de P dans le monde fréquentiste constitue donc toujours un exercice *de novo* qui débute avec une hypothèse nulle, que cette dernière ait été infirmée à répétition au préalable ou non.
- 4) L'inférence bayésienne traite les paramètres d'un modèle comme une variable aléatoire à l'intérieur d'une plage définie par les connaissances antérieures, tandis que l'inférence fréquentiste les considère comme des estimés fixes devant prendre une 'vraie' valeur.

Les approches de sélection bayésienne constituent toutefois des exercices mathématiques relativement complexes qui font intervenir de nouvelles manières de conceptualiser les modèles candidats et les distributions de référence. Ces approches n'ont pas été considérées dans la présente thèse.

Sélection 'fréquentiste'

Sans que leur revue soit exhaustive, Johnson & Omland (2004) présentent efficacement les trois grandes familles d'approches 'fréquentistes' de sélection de modèles généralement utilisées en écologie : 1) la maximisation de l'ajustement (ou l'utilisation du modèle complet), 2) les tests d'hypothèse nulle (THNs) et 3) la comparaison de modèles théoriques d'information (*'information-theoretic model comparison'*) (ci-après référé comme CMTIs) [voir également MacNally *et al.* (2000) pour une revue intéressante et comparative des diverses approches].

La première approche, visant à maximiser l'ajustement d'un modèle, repose sur le calcul d'une métrique d'ajustement (*e.g.* le R^2 ajusté) et sélectionne parmi tous les modèles disponibles (ou toutes les combinaisons de modèles disponibles) celui qui maximise cette métrique, sans considérer explicitement la complexité du modèle résultant. Cette approche, qui favorise les modèles très riches en paramètres, néglige toutefois le principe de parcimonie (Figure 4) car elle ne pénalise pas pour l'ajout de termes au modèle résultant; elle peut donc résulter en une estimation imprécise des coefficients de régression et, conséquemment, en une réduction du pouvoir prédictif du modèle (Steyerberg *et al.* 1999; Ginzburg & Jensen 2004). Une variante de cette approche consiste à utiliser le modèle 'complet' qui considère toutes les variables disponibles (Whittingham *et al.* 2006). Le modèle complet permet d'obtenir des estimés de paramètres non biaisés pouvant traduire l'influence de chaque variable indépendante sur la variable dépendante et d'en quantifier l'importance, une méthode particulièrement souhaitable pour les données issues d'expérimentation (Burnham & Anderson 2002). Toutefois, cette approche présente certains désavantages, puisqu'elle ne constitue pas nécessairement le meilleur modèle, d'autres modèles pouvant tout autant s'ajuster correctement aux données, et qu'elle inclut des variables qui ne sont pas significatives, ce qui limite son utilisation dans un but prédictif (Whittingham *et al.* 2006). Le premier point n'affecte pas la comparaison de

l'amplitude des effets à l'intérieur d'un modèle – même imparfait – tandis que le deuxième point peut induire du 'bruit' excessif dans les données lors de l'estimation de paramètres pour des variables non significatives. L'approche par modèle complet et la maximisation de l'ajustement n'ont pas été considérées dans le cadre de cette thèse.

La confrontation des deux autres approches de sélection de modèles constitue un débat notoire opposant deux écoles de pensées en écologie numérique [voir les échanges entre Stephens *et al.* (2005, 2007) et Lukacs *et al.* (2007)]. Cette réflexion complexe, à laquelle plusieurs biologistes se buttent en étudiant les relations *faune – habitat*, vise à choisir la meilleure approche de sélection de variables permettant de bâtir des modèles explicatifs et prédictifs (MacNally *et al.* 2000). Ainsi, on trouve d'une part les tenants des tests d'hypothèse nulle (THNs) et, d'autre part, les partisans de l'approche de comparaison de modèles théoriques d'information (CMTIs). En effet, les THNs ont constitué le cœur des dispositifs expérimentaux et des analyses statistiques en écologie pendant plusieurs décennies (voir la revue de Stephens *et al.* 2005). Cependant, un virage majeur des bases conceptuelles statistiques est observé en écologie depuis quelques années, alors que l'utilisation des THNs est fortement questionnée (Cohen 1994; Anderson *et al.* 2000; Burnham & Anderson 2001) et qu'en guise d'alternative, les CMTIs sont rigoureusement favorisés et largement utilisés (Johnson & Omland 2004; Whittingham *et al.* 2006). Guthery & Bingham (2007) déplorent toutefois la présence de nombreux modèles peu plausibles en écologie, une augmentation qu'ils associent à la montée de l'utilisation des CMTIs [principalement du critère d'information d'Akaike ('*Akaike Information Criterion*') ou AIC] comme outil de sélection de modèles dans la littérature scientifique en écologie. En effet, l'AIC était utilisé dans ~7 % de tous les articles publiés dans le *Journal of Wildlife Management* en 1999, une proportion qui est passée à plus de 20 % en 2004 (Guthery *et al.* 2005). Devant un tel gain en popularité des CMTIs (particulièrement de l'AIC), une revue des approches de sélection de modèles s'avère nécessaire afin de

vérifier si ce changement d'approche est justifié ou s'il ne représente que la substitution d'un rituel analytique connu (*i.e.* THNs) par un autre, davantage au goût du jour (*i.e.* CMTIs – AIC) (Guthery *et al.* 2005).

Compréhension des THNs

En sélection de modèles, les THNs comparent des paires de modèles hiérarchiques. Parmi l'éventail des tests disponibles, le test des rapports de vraisemblance (*i.e.* *likelihood ratio test*) est l'approche THN la plus commune, étant entre autres à la base de la sélection itérative en régression multiple, une des méthodes les plus largement utilisées (Kadane & Lazar 2004; Johnson & Omland 2004). Son fonctionnement est simple : lorsque la vraisemblance d'un modèle plus complexe est significativement plus élevée que celle d'un modèle plus simple (déterminée par le '*likelihood ratio statistic*'), le modèle le plus complexe est retenu. Conséquemment, la sélection d'un modèle davantage complexe indique que le bénéfice d'amélioration d'ajustement du modèle (*e.g.* R^2 ajusté) surpasse le coût d'augmentation en complexité de ce nouveau modèle (Johnson & Omland 2004). En sélection de modèles, l'application des THNs s'effectue majoritairement par l'intermédiaire d'algorithmes de sélection itératifs, dont les plus populaires sont la sélection progressive ('*forward selection*'), la sélection régressive ('*backward elimination*') et la sélection pas à pas ('*stepwise regression*').

À titre comparatif, la sélection progressive débute avec un modèle nul et considère, une à la fois, des variables prédictives pour les inclure dans un modèle. La variable candidate présentant la plus grande contribution individuelle à l'ajustement du modèle est ajoutée au modèle pour autant que le modèle résultant présente une statistique F supérieure au seuil de signification α prédéterminé par rapport au modèle nul, sans quoi l'algorithme s'arrête (Derksen & Keselman 1992; Kadane &

Lazar 2004). Pour sa part, la sélection régressive se déroule dans l'autre sens : elle débute avec le modèle complet et considère, à chaque étape, l'élimination de la variable apportant le moins d'ajustement au modèle. Tant en sélection progressive que régressive, la décision d'inclure ou d'exclure une variable est irréversible, un manque de flexibilité auquel pallie l'approche pas à pas en considérant toutes les variables candidates disponibles à chaque étape de la procédure et en permettant (par exemple) à une variable incluse tôt dans la sélection d'être exclue plus tard, et vice-versa (MacNally *et al.* 2000; Kadane & Lazar 2004).

Il est essentiel de réaliser que l'algorithme de sélection préconisé, l'ordre d'entrée (ou de retrait) des variables et le nombre de variables candidates affectent le modèle résultant (Derksen & Keselman 1992; Westfall *et al.* 1998). De plus, les approches de sélection itérative ne représentent pas un seul test d'hypothèse mais plutôt un large nombre de tests consécutifs; conséquemment, la probabilité d'erreur de Type I augmente considérablement (Derksen & Keselman 1992). Toutefois, ces auteurs signalent que la taille d'échantillon est inversement liée à la proportion de variables 'nuisibles' retenues. La sélection pas à pas est préférable aux approches progressive et régressive puisqu'elle limite le nombre de variables 'nuisibles' incluses dans le modèle final (Derksen & Keselman 1992) et qu'elle corrige en partie la probabilité de commettre des erreurs de Type I et de Type II (Stephens *et al.* 2005), particulièrement dans des dispositifs super-saturés (*i.e.* des dispositifs où le nombre de variables indépendantes est égal ou supérieur au nombre d'unités d'échantillonnage) (Westfall *et al.* 1998).

L'utilisation de la régression pas à pas est toujours largement préconisée en écologie, malgré qu'elle présente certaines limites connues qui doivent être considérées (Wintle *et al.* 2003; Stephens *et al.* 2005). Selon Whittingham *et al.* (2006), les trois grands problèmes habituellement attribués à la régression multiple pas à pas consistent en un biais d'estimation des paramètres de régression, une

inconstance des algorithmes de sélection de modèles et une tendance à placer une confiance inappropriée en un seul modèle. Suivant une présentation étoffée des CMTIs, les critiques relevées par Whittingham *et al.* (2006) relativement aux THNs seront revues à la lumière des deux types d'approches de sélection de modèles.

Compréhension des CMTIs

Les modèles théoriques d'information (aussi appelés critères de sélection de modèles) sont habituellement favorisés puisqu'ils considèrent à la fois l'ajustement et la complexité des modèles concurrents en mettant en compétition plusieurs modèles simultanément (Burnham & Anderson 2001, 2002; Stephens *et al.* 2005). Contrairement aux THNs, une approche CMTI ne constitue pas un *test statistique* en soit (Burnham & Anderson 2001). L'AIC (Akaike 1973, 1974) est probablement le plus populaire des CMTIs disponibles (Johnson & Omland 2004), quoique plusieurs autres CMTIs sont utilisés en écologie : le critère de Schwarz [(*SIC*); aussi appelé critère d'information Bayésien (*BIC*)], le critère Hannan-Quinn (*HQ*), le critère Takeuchi (*TIC*), le critère de réseau (*NIC*), ainsi que le critère de déviance (*DIC*); les différences entre ces critères réfèrent principalement au terme de pénalité (Johnson & Omland 2004). Considérant sa popularité actuelle en écologie, l'AIC est présenté ci-dessous comme exemple type des CMTIs.

Le critère AIC se base sur la perte d'information de Kullback-Leibler (ou *néguentropie*, une mesure de la perte d'information causée par les erreurs dues au hasard) $I(f, g)$, *i.e.* l'estimé de la distance entre les données f et le modèle ajusté g (Bozdogan 1987; Burnham & Anderson 2001).

$$(Éq. 1) \quad I(f, g) = \int f(x) \log_e \left(\frac{f(x)}{g(x|\theta)} \right) dx$$

Akaike (1973, 1974) a trouvé une relation formelle entre l'information de Kullback-Leibler et le maximum de vraisemblance ('*maximum likelihood*'). De ce fait, l'AIC est basé sur l'estimation de la perte d'ajustement associée à un terme de pénalité lié à la dimension du modèle, ce qui permet de pondérer l'ajustement par la complexité exprimée en nombre de termes utilisés (Burnham & Anderson 2001, 2002).

$$(Éq. 2) \quad AIC = -2 \ln[L(\hat{\theta}_p | y)] + 2p$$

La première partie de l'équation 2 réfère à l'ajustement du modèle, $L(\hat{\theta}_p | y)$ représentant l'estimé du maximum de vraisemblance des paramètres considérés selon la valeur de y , alors que la deuxième partie représente le terme de pénalité du modèle, p étant le nombre de variables considérées (incluant la constante) (Kadane & Lazar 2004). Une fois le calcul de l'AIC réalisé pour l'ensemble des modèles candidats concurrents, le modèle présentant la valeur d'AIC minimale est sélectionné comme le meilleur modèle réalisable à partir des données disponibles, *i.e.* le meilleur compromis entre le biais et l'incertitude (Figure 4).

Quelques études questionnent l'utilisation du facteur 2 comme multipliant du nombre de termes à l'intérieur de la portion 'terme de pénalité' préconisé par Akaike (voir Éq. 2); en effet, en augmentant la taille d'échantillon, le terme de vraisemblance augmente considérablement tandis que le terme de pénalité ne compense pas assez rapidement en influence sur l'indice AIC (voir Bozdogan 1987,

2000). L'AIC présente conséquemment une incohérence asymptotique lors de l'estimation de modèles issus d'un échantillon de grande taille (Bozdogan 2000). Cette critique du 'nombre magique' (*i.e.* le facteur 2) a mené plusieurs travaux à s'interroger sur la valeur que le coefficient de pénalité devrait prendre (entre 1 et 4 selon Bhansali & Downham 1977), sur l'importance d'avoir un coefficient fixe ou variable et, ultimement, à différentes améliorations à l'indice AIC (voir Bozdogan 2000). L'utilisation de différentes valeurs de coefficient permet de pénaliser plus ou moins rigoureusement la surparamétrisation, générant des modèles conservateurs (valeur plus élevée) ou libéraux (valeur plus faible) (Bozdogan 1987).

Alors que les THNs sont souvent reconnus comme des algorithmes permettant la sélection d'un bon modèle relativement utile, les CMTIs permettent également de juger de la qualité relative du modèle retenu (Kadane & Lazar 2004). Par exemple, l'approche AIC permet de hiérarchiser les modèles sub-optimaux face au modèle retenu, suivant un centrage de ce dernier (attribution d'une valeur nulle au modèle présentant l'AIC minimum) et en calculant ensuite la distance Δ_i entre les différents modèles à partir de la valeur d'AIC de chaque modèle:

$$(Éq. 3) \quad \Delta_i = AIC_i - \min AIC$$

Burnham & Anderson (2001) suggèrent une interprétation grossière des Δ_i , suivant la règle que plus la valeur de Δ_i est élevée, moins plausible est la candidature du modèle ajusté i au titre de 'meilleur' modèle disponible. Ainsi, en comparaison au modèle retenu, des modèles présentant un $\Delta_i \leq 2$ offrent un support substantiel; des valeurs variant de $4 \leq \Delta_i \leq 7$ supposent un support moyen et des valeurs supérieures à 10 ne suggèrent aucun support.

Avantages et inconvénients des deux types d'approches

Énoncé des hypothèses et élaboration des modèles candidats

Selon Johnson & Omland (2004), la première étape d'une sélection de modèles repose sur l'articulation d'un nombre raisonnable d'hypothèses concurrentes (ou de modèles), idéalement avant la cueillette des données, représentant ainsi la meilleure compréhension des variables impliquées dans le processus étudié. Les partisans des CMTIs prônent d'ailleurs l'élaboration *a priori* d'hypothèses et de modèles candidats. Il importe donc de considérer des hypothèses de recherche crédibles intéressantes plutôt que de mettre l'accent sur les hypothèses statistiques, une lacune observée tant chez les partisans des THNs que chez les tenants des CMTIs (Guthery *et al.* 2001). La critique des THNs relative aux hypothèses n'est pas toujours fondée puisqu'une hypothèse nulle peut (et doit) prendre une forme plus complexe que (*e.g.*) '*la variable a n'a pas d'effet sur la variable b*' et doit surtout ne pas être réduite à exprimer à tout coup une absence, un zéro ou un phénomène tellement improbable qu'il rend désuet la réalisation de l'analyse (Cohen 1994). Contrairement à l'exemple précédent, une hypothèse nulle gagne en intérêt lorsque combinée à son alternative, elle exprime la gamme complète de possibilités des réalités concevables et qu'elle est complexe et imaginative (Stephens *et al.* 2005).

À la base, tant les THNs que les CMTIs peuvent se baser sur la comparaison d'hypothèses ou de modèles triviaux, simplistes et éloignés de la vérité puisqu'à ce jour, aucune approche statistique ne protège contre une hypothèse ou un modèle trivial (Guthery *et al.* 2001; Stephens *et al.* 2005). Une hypothèse nulle simple n'est pas obligatoirement triviale puisque l'absence d'effet d'une variable sur une autre peut avoir une signification biologique importante en écologie (Yoccoz 1991; Guthery *et al.* 2001, 2005). À l'inverse, une différence significative d'un point de vue statistique peut n'avoir aucune importance sur le plan biologique (Yoccoz 1991), un

cas où l'autocritique s'avère essentielle (Guthery 2007). *A priori*, une hypothèse nulle peut toujours être rejetée puisqu'à une précision définie (*e.g.* quelques décimales près), il y a toujours une différence d'effet (*e.g.* taille, poids, vitesse, etc.) entre deux éléments de comparaison; rejeter l'hypothèse nulle démontre ainsi seulement que le dispositif préconisé a la puissance adéquate pour détecter une évidence (Tukey 1991; Cohen 1994; Kirk 1996; Guthery 2007). En ce sens, la vraie question consiste davantage à montrer qu'un effet est important d'un point de vue biologique (Yoccoz 1991).

L'élaboration *a priori* d'une liste de modèles candidats (nécessaires aux CMTIs) nécessite beaucoup de connaissances de l'écosystème étudié et davantage de support biologique que l'énoncé d'hypothèses dichotomiques (nécessaires aux THNs). Ainsi, le développement d'études 'pionnières' à l'aide de connaissances limitées lors de l'exploration de nouveaux écosystèmes compromet l'élaboration de modèles candidats crédibles (Guthery *et al.* 2001; Stephens *et al.* 2005, 2007). La littérature est parsemée d'exemples justifiés de modèles d'exploration des données dont ont découlé de nouvelles hypothèses de recherche (MacNally *et al.* 2000; Anderson & Burnham 2002; Eberhardt 2003) qui elles peuvent être analysées à l'aide de CMTIs (Stephens *et al.* 2005). L'utilisation d'une banque de modèles candidats peu informatifs ou mal adaptés peut donc s'avérer dangereuse puisque la sélection du 'meilleur des moins bons' modèles n'informe pas davantage sur les relations entre une variable dépendante et des prédicteurs d'habitat que l'exploration des différentes possibilités d'interrelations des variables disponibles (*e.g.* par une analyse pas à pas) (Johnson & Omland 2004; Guthery *et al.* 2005; Stephens *et al.* 2005, 2007). Guthery *et al.* (2005) de même que Guthery & Bingham (2007) rapportent d'ailleurs que depuis l'avènement des CMTIs, plusieurs articles publiés reposent malheureusement sur une longue liste de modèles peu vraisemblables ou difficilement généralisables, aucune discrimination n'étant effectuée quant aux seuils d'applicabilité des modèles à l'intérieur desquels les valeurs prédites sont probables.

Respect des conditions d'application

Un des problèmes notoires des critères d'information (tels que l'AIC) consiste à mettre en compétition des modèles qui n'ont pas tous le même degré de respect des conditions d'application de la régression multiple [*e.g.* l'absence d'autocorrélation, la linéarité des prédictors, l'absence de valeurs extrêmes (*i.e. outliers*) ou de grande influence (*i.e. high-leverage*)] (Legendre & Legendre 1998; McQuarrie & Tsai 1999), toutes des conditions qui ont un effet marqué sur la somme des carrés et le terme d'erreur des régressions (Zar 1999), donc ultimement sur le calcul de la valeur d'AIC. Guthery *et al.* (2005) présentent un éventail intéressant de CMTIs plus performants que le traditionnel et ritualisé AIC (*e.g.* BIC, TIC, HQ), en soulignant toutefois qu'aucun n'est à l'abri de modèles candidats de piètre qualité et qu'en conséquence, le bon sens doit prévaloir sur une gymnastique statistique complexe.

Seuil de signification α

Une des principales critiques des THNs repose sur la nature arbitraire du seuil α (usuellement de 0,05) dans l'acceptation ou le rejet de l'hypothèse nulle (Stephens *et al.* 2005). Ces auteurs avancent qu'ainsi, les THNs seraient inférieurs aux CMTIs pour la sélection de modèles. L'approche 'fréquentiste' fait effectivement intervenir les notions de confiance statistique ($1-\alpha$; α étant la probabilité de trouver un effet inexistant, erreur de Type I) et de puissance statistique ($1-\beta$; β étant la probabilité de ne pas distinguer un effet significatif existant en raison d'un échantillon trop restreint; erreur de Type II; une valeur usuelle de β varie de 0,10 à 0,20) (Legendre & Legendre 1998; Hubbard & Bayarri 2003). Il est vrai que ces seuils sont arbitraires et qu'ils doivent être interprétés avec précaution afin de ne pas convertir un continuum d'incertitude en une décision dichotomique [*e.g.* une valeur de probabilité de 0,056 est non significative relativement à une valeur de 0,044 qui elle l'est, ne

correspondant cependant qu'à une différence de 0,8 % d'évidence contre l'hypothèse nulle (Yoccoz 1991; Kirk 1996; Guthery 2007)]. Toutefois, le classement hiérarchique de modèles candidats concurrents, tel qu'employé dans une approche d'AIC (ou autre CMTIs) se base souvent sur un critère tout aussi arbitraire et utilise une inférence tout aussi grossière (Stephens *et al.* 2005).

Dans le cas d'une analyse pas à pas, établir la signification des prédicteurs peut s'avérer particulièrement difficile (Westfall *et al.* 1998). Une manière de surmonter cet obstacle consiste à : 1) utiliser plusieurs algorithmes de sélection et à en comparer les résultats afin d'évaluer la constance des modèles retenus (Whittingham *et al.* 2006); 2) favoriser l'utilisation de l'approche pas à pas pour accroître la fiabilité du modèle retenu et limiter la probabilité d'erreurs de Type I et de Type II (Westfall *et al.* 1998); 3) faire varier les seuils de signification d'entrée et de sortie (McQuarrie & Tsai 1999). En effet, l'ajustement des seuils de signification d'entrée des variables permet de limiter le nombre de variables indépendantes suppressives (aussi appelées variables inertes, *i.e.* non significatives mais dont l'inclusion dans le modèle facilite l'entrée de variables indépendantes significatives), donc de diminuer l'effet de rareté ('*effect sparsity*') (Westfall *et al.* 1998; McQuarrie & Tsai 1999). Stephens *et al.* (2005) mettent toutefois en garde contre l'adoption d'un seuil d'entrée α très faible (*e.g.* 0,05) qui limite la surparamétrisation (McQuarrie & Tsai 1999) et conduit à l'adoption d'un modèle très parcimonieux qui peut s'avérer particulièrement biaisé par rapport à une réalité complexe et multidimensionnelle. En contrepartie, l'utilisation d'un seuil α moins contraignant (*e.g.* 0,25) prévient la sous-paramétrisation (McQuarrie & Tsai 1999) et favorise l'identification de faux effets et l'inclusion de variables suppressives. La présence de prédicteurs fortement corrélés favorise la composition du modèle retenu et la proportion de prédicteurs 'nuisibles' (Flack & Chang 1987; Derksen & Keselman 1992). L'utilisation d'un seuil d'entrée α élevé (*e.g.* 0,15) est donc recommandée pour des prédicteurs relativement indépendants tandis qu'une valeur plus basse (*e.g.* 0,05) est préconisée en présence de

prédicteurs fortement corrélés, ce que l'augmentation de la tolérance peut également contrôler en partie. Les MUHs des chapitres III et IV ont été construits avec les seuils de signification αF_{05} et F_{15} ; lorsque les modèles convergeaient, le plus informatif était conservé en prévision de la partition de la variance (voir la section du même nom, plus bas).

Surparamétrisation

Les tenants des CMTIs critiquent sévèrement le 'dragage' de données ('*data-dredging*'; i.e. l'inclusion *a posteriori* de prédicteurs pour vérifier si des hypothèses non définies pourraient expliquer les patrons observés dans les données) (Anderson *et al.* 2000; Burnham & Anderson 2001, 2002). En effet, la recherche d'un modèle à partir des données (e.g. l'approche pas à pas) tend à surestimer la valeur de détermination du modèle (R^2) (Cohen & Cohen 1983; Ginzburg & Jensen 2004), un phénomène d'autant important que la taille d'échantillon est faible (Derksen & Keselman 1992; Steyerberg *et al.* 1999). Toutefois, bien qu'il faille être prudent quant à la capacité d'inférence des modèles issus d'un 'dragage' des données, Eberhardt (2003) de même que Stephens *et al.* (2005) suggèrent de ne pas se détourner, seulement par principe, des nouvelles perspectives qu'une exploration approfondie des données rend possible.

Le dragage des données peut induire une sélection de modèles exploratoires souffrant de surparamétrisation ('*overfitting*') et présentant une faible capacité de généralisation, un problème reconnu (e.g. Ginzburg & Jensen 2004; Rushton *et al.* 2004; Guthery *et al.* 2005) mais peu considéré dans la communauté scientifique. Quoiqu'en pensent les tenants des approches CMTIs, ces dernières sont tout autant sensibles à la surparamétrisation et les modèles candidats sont souvent trop nombreux (une forme de '*model-dredging*') (Shtatland *et al.* 2001; Kadane & Lazar 2004;

Guthery *et al.* 2005), le cas extrême étant la considération de tous les modèles possibles (Burnham & Anderson 2001). Il s'avère donc impératif de demeurer critique face à la banque de modèles candidats afin de ne pas substituer au 'dragage' de données le 'dragage' de modèles, croyant ainsi avoir amélioré la compréhension d'un système seulement par l'utilisation d'une méthode récente et en vogue qui n'est toutefois pas à l'abri des erreurs d'utilisation.

Considérer la complexité du modèle

Ginzburg & Jensen (2004) résument bien les différentes considérations importantes permettant de juger de la complexité d'un modèle : 1) le nombre total de paramètres inclus dans le modèle, 2) le nombre de paramètres supportant rigoureusement les données (*i.e.* les variables significatives ou non-suppressives) et 3) le nombre de paramètres nécessaires à représenter le patron observé dans les données. Il est reconnu que l'augmentation en complexité du modèle ne justifie pas toujours le gain en ajustement observé (*e.g.* augmentation du R^2), ce qui constitue la raison principale pour laquelle l'approche de maximisation de l'ajustement n'a pas été considérée dans la présente thèse. Toutefois, cette prise en compte constitue un avantage souvent relevé des approches CMTIs (Burnham & Anderson 2002; Johnson & Omland 2004). Par l'introduction du critère AIC, Akaike (1987) entendait contrôler l'effet négatif de la surparamétrisation et mathématiser le principe de parcimonie. En comparant les CMTIs aux THNs, il s'avère que les CMTIs ne sont pas la seule approche à considérer à la fois l'ajustement du modèle et sa complexité (par l'entremise d'un terme de pénalité). En effet, les approches pas à pas basées sur le R^2 ajusté contiennent également un terme de pénalité corrigeant pour le nombre de paramètres à l'intérieur du modèle (Kadane & Lazar 2004). À titre d'exemple, l'équation de l'AIC (Éq. 2; ci-haut) et celle du R^2 ajusté (Éq. 4; ci-dessous) montrent clairement une portion d'ajustement du modèle distincte des termes de pénalité.

$$(Éq. 4) \quad R^2_{ajusté} = 1 - \left(\frac{n-1}{n-p} \right) * \left[1 - \left(\frac{\sum (\hat{y}_i - \bar{y})^2}{\sum (y_i - \bar{y})^2} \right) \right]$$

Dans le cas du R^2 ajusté, la première partie représente le terme de pénalité, n étant la taille d'échantillon et p le nombre de variables du modèle considéré (incluant l'intercepte), tandis que la deuxième partie réfère à l'ajustement du modèle par le biais de la différence de sommes des carrés (R^2) (Kadane & Lazar 2004). Richards (2005) démontre efficacement le lien étroit entre la quantité de données disponibles et la performance de l'AIC, soulignant que les modèles simples ont moins de probabilité d'être sélectionnés par l'AIC à mesure que la quantité de données augmente, ce qui limite considérablement l'application de ce critère. Il conclut que cette dépendance aux données suggère d'approfondir l'étude de l'AIC afin d'en améliorer l'applicabilité.

Dans le but de maximiser le contrôle de l'incertitude associée à un modèle surparamétrisé, Rushton *et al.* (2004) suggèrent une simplification des données, *e.g.* par des méthodes d'ordination, qui permet de créer des axes canoniques résumant les tendances présentes parmi les variables candidates. Cette solution n'a pas été retenue dans la présente thèse en raison de la plus grande difficulté d'interprétation des axes canoniques résultants.

Biais dans l'estimation des paramètres de régression

Il a été démontré que la variance résiduelle (associée à l'erreur) peut être sous-estimée par l'utilisation d'une approche de sélection pas à pas (Freedman *et al.* 1992). La probabilité de sélectionner une variable x peut en effet largement différer de la valeur du seuil α , particulièrement lorsque le nombre de variables candidates dépasse

largement le nombre d'observations (dispositif expérimental super-saturé; voir Westfall *et al.* 1998), ce qui tend à faire augmenter de manière injustifiée l'ajustement du modèle (Flack & Chang 1987) et le nombre de variables 'nuisibles' (Derksen & Keselman 1992), en plus de biaiser l'estimation des coefficients de régression (Steyerberg *et al.* 1999). En effet, le caractère strictement dichotomique des THNs [*i.e.* l'acceptation ou le rejet de l'hypothèse nulle (H_0)] tend à induire un biais dans l'estimation des paramètres de régression puisque les alternatives ne sont pas considérées (*i.e.* la variance des coefficients est calculée comme si la sélection était prédéterminée). Ce problème est d'autant exacerbé lorsque la taille d'échantillon est restreinte, augmentant artificiellement l'ajustement du modèle ('*overfitting*') (Steyerberg *et al.* 1999; Ginzburg & Jensen 2004). Le biais d'estimation est cependant inversement proportionnel à la taille de l'effet d'une variables (Steyerberg *et al.* 1999), suggérant ainsi que le modèle résultant tendra à recréer avec davantage de fiabilité les grandes tendances. Ce biais est moins marqué avec la sélection pas à pas qu'avec la sélection progressive et régressive (Stephens *et al.* 2005), d'où l'approche retenue dans cette thèse.

Inférence multi-modèle

Une erreur fréquente en sélection de modèles consiste à n'en choisir qu'un seul, à y placer une confiance injustifiée et à centrer la suite des analyses sur ce seul modèle. Chatfield (1995) qualifie la quête d'un 'vrai' modèle d'utopie, soulignant que l'incertitude présente dans la structure implicite des modèles statistiques limite la précision d'estimation des paramètres du modèle et de son intervalle de prédictibilité efficiente. Cette incertitude doit être considérée, que ce soit en validant le modèle retenu ou en utilisant une approche de généralisation. Ainsi, la sélection d'un modèle ne discrédite pas la pertinence de modèles sub-optimaux dont l'ajustement est presque équivalent; ces derniers peuvent cependant fournir des estimations de

paramètres différents, voire retenir d'autres paramètres (Kadane & Lazar 2004; Whittingham *et al.* 2006; Lukacs *et al.* 2007).

Le paradigme de sélection de modèles évolue depuis quelques années du choix de l'unique meilleur modèle vers un objectif d'inférence multi-modèle (Wintle *et al.* 2003; Lukacs *et al.* 2007). Cette approche permet de générer un éventail de modèles qui supportent les données, une généralisation représentée sous la forme du 'meilleur modèle moyen' ('*model averaging*') afin d'estimer efficacement les paramètres et d'établir un meilleur modèle prédictif (Burnham & Anderson 2001; Wintle *et al.* 2003). La contribution de chaque sous-modèle candidat au 'modèle moyen' est proportionnelle à son poids de vraisemblance ('*likelihood weight*'), dont le Δw_i d'Akaike ('*Akaike weight*') constitue l'exemple le plus connu, soit la probabilité que le modèle i soit le meilleur modèle disponible parmi R modèles candidats pour expliquer les données observées (Akaike 1973, 1974; Burnham & Anderson 2001) :

$$(Éq. 5) \quad w_i = \frac{\exp(-\Delta_i/2)}{\sum_1^R \exp(-\Delta_i/2)}$$

L'utilisation de l'inférence multi-modèle permet d'obtenir des conclusions plus conservatrices même si l'ajustement s'avère souvent inférieur (Johnson & Omland 2004). L'utilisation des poids de vraisemblance (*e.g.* Δw_i) permet également de comparer l'importance relative des prédicteurs utilisés dans un modèle (Burnham & Anderson 2001), au même titre que la partition de variance. Richards (2005) met en doute la fiabilité de l'inférence multi-modèle en démontrant une importante incertitude associée au modèle résultant suivant la quantité de données disponibles. De plus, cette approche est contrebalancée par l'impossibilité de comparer des modèles issus de différentes bases de données (Stephens *et al.* 2005). En effet, le

poids de vraisemblance n'est pas une mesure absolue, comme le sont les paramètres d'ajustement des THNs (*e.g.* R^2 ajusté, aire ROC sous la courbe) (Legendre & Legendre 1998; Pearce & Ferrier 2000). Il constitue plutôt une mesure relative, n'ayant de signification qu'en comparaison au meilleur modèle examiné ***disponible*** (Ginzburg & Jensen 2004; Johnson & Omland 2004). À cet effet, la sélection d'un modèle ne devrait pas uniquement se baser sur le résultat d'un CMTI, mais également sur l'ajustement de ce modèle (*e.g.* R^2 ajusté) qui traduit globalement sa capacité à expliquer les données observées; le modèle présentant la plus petite valeur d'AIC peut n'offrir qu'un ajustement très faible aux données disponibles, rendant le modèle retenu peu satisfaisant (Eberhardt 2003). Comme toute approche de modélisation, les CMTIs doivent être utilisées avec précaution, la qualité des connaissances préalables à la formulation des modèles candidats constituant la clé de la sélection du modèle le plus efficace et cohérent (Rushton *et al.* 2004).

Efficacité vs cohérence

Suivant l'énoncé des effets du seuil de signification préconisé sur la constitution du modèle (voir précédemment), force est d'admettre qu'il n'existe pas de bases statistiques rigoureuses pour déterminer le seuil α à prioriser dans un approche de THN; il s'avère donc qu'un compromis doit être fait entre l'ampleur du biais toléré et la part de variance expliquée (Stephens *et al.* 2005). Cependant, cet argument s'applique également aux CMTIs, où le coefficient de pénalité varie selon le modèle utilisé (Bozdogan 1987, 2000; Burnham & Anderson 2002).

Dans une étude pharmaceutique comparant la performance de l'AIC, du SIC et de l'approche pas à pas (F) avec un seuil de signification de 0,05 (*i.e.* F_{05}), Ludden *et al.* (1994) ont montré que le test de F_{05} était très efficace pour discerner le 'meilleur' modèle, bien qu'il soit le plus sensible aux dispositifs expérimentaux déficients et

qu'il tende à sélectionner des modèles plus simples que les deux CMTIs étudiés. Cependant, ils ont aussi montré que le F_{05} est l'approche la plus appropriée pour mettre en évidence les relations intenses entre des variables dépendantes et indépendantes. Toujours en pharmaceutique, Imbimbo *et al.* (1991) ont montré la dominance du test de F sur l'AIC et le SIC quant à la sélection adéquate d'un modèle explicatif.

Dans le même sens, McQuarrie & Tsai (1999) ont évalué l'efficacité [*efficiency* ; mesure de sélection du modèle candidat le plus près de la vérité (Shibata 1981)] et la cohérence [*consistency* ; mesure de sélection du 'vrai' modèle parmi la liste de modèles candidats (Shibata 1986)] de dix approches différentes de sélection de modèles, soit cinq approches pas à pas avec des seuils de signification variable (F_{05} , F_{10} , F_{15} , $F\alpha_{SIC}$, $F\alpha_{HQ}$) et cinq CMTIs différents (AIC, AIC_c, AIC_u, SIC, HQ) à l'aide d'une simulation à grande échelle. Suivant 43 200 itérations, leur classement hiérarchique des approches étudiées montre qu'aucune approche n'est uniformément meilleure que les autres. Cependant, la performance (*i.e.* l'habilité d'une approche à balancer la surparamétrisation et la sous-paramétrisation, qui réduisent toutes deux l'efficacité) décroît globalement suivant l'ordre suivant : $F\alpha_{SIC}$, F_{05} , SIC, AIC_u, $F\alpha_{HQ}$, F_{10} , AIC_c, F_{15} , HQ et AIC. Les approches F_{10} et F_{15} (*i.e.* deux des principaux seuils α utilisés dans les algorithmes de sélection pas à pas automatisés) surpassent l'AIC en terme d'efficacité, bien qu'ils soient parmi les cinq approches les moins performantes. Selon leurs résultats, McQuarrie & Tsai (1999) recommandent d'utiliser les approches pas à pas $F\alpha_{SIC}$ (meilleure cohérence), F_{15} (meilleure efficacité) et F_{05} (compromis efficacité – cohérence) afin d'optimiser la sélection de modèles, et soulignent que la convergence des résultats confirme le choix d'un modèle parmi l'éventail de possibilités disponibles. La présente thèse a priorisé les seuils F_{05} et F_{15} .

Ritualisation des CMTIs et critiques injustifiées des THNs

Bien que les CMTIs constituent une nouvelle approche fiable et appréciée dans l'arsenal analytique des écologistes (Johnson & Omland 2004; Whittingham *et al.* 2006), nous assistons à une ritualisation de son application qui mène parfois à des conclusions tout autant erronées que par l'utilisation des THNs (Guthery *et al.* 2005). Fait étonnant, Whittingham *et al.* (2006) de même que Stephens *et al.* (2007) rapportent que la majorité des applications actuelles des CMTIs s'effectue sur une base automatisée, soit en opposition avec les principales recommandations de Burnham & Anderson (2002). Les analyses étoffées et rigoureuses des limites d'application des CMTIs sont de plus en plus fréquents dans la littérature et méritent la considération des biologistes (*e.g.* Richards 2005; Stephens *et al.* 2005, 2007).

De plus, il s'avère que les mérites des approches CMTIs sont souvent établis sur des critiques – fondées ou non – des THNs (Cohen 1994; Johnson & Omland 2004; Stephens *et al.* 2005, 2007). À cet effet, Stephens *et al.* (2005) rapportent deux critiques virulentes et insensées d'Anderson & Burnham (2002) qui dénotent bien les dérapages du débat entre les deux écoles de pensées : « *It should not be surprising that null-hypothesis testing is no longer very useful, considering that it was developed 70-80 years ago* », « *the usefulness of P-values is quite limited, and we continue to suggest that these procedures should be euthanized* ». D'autres attaques véhémentes – et parfois mal fondées – se retrouvent dans certains travaux publiés par Burnham & Anderson (2001, 2002). De tels commentaires conduisent actuellement les écologistes à délaisser les THNs en faveur des CMTIs, les premières étant souvent dépeintes (à tort) comme des approches naïves et hérétiques (Stephens *et al.* 2005).

Quelques études ont montré que l'utilisation des THNs n'était pas désuète, qu'elle pouvait s'appliquer efficacement à certaines problématiques et qu'elle est même parfois préférable à utiliser les CMTIs (McQuarrie & Tsai 1999; Johnson & Omland 2004; Stephens *et al.* 2005). À tout le moins, Burnham & Anderson (2002)

soulignent que l'utilisation des THNs est favorable pour les études strictement 'expérimentales' (*i.e.* où les variables indépendantes sont contrôlées) mais peut s'avérer risquée pour les études dites 'observationnelles'. Cet argument se base sur la difficulté d'isoler les facteurs causals dans ce dernier type d'étude. En réponse à ce point, Stephens *et al.* (2005) rétorquent que : 1) des facteurs non considérés lors de la sélection de modèle et qui covarient avec le paramètre examiné peuvent autant biaiser la composition et l'inférence du modèle avec l'approche CMTI qu'avec l'approche THN; 2) l'approche THN est hautement valable pour les données 'observationnelles' lorsque l'objectif est davantage de mettre en lumière une relation significative que de comprendre les mécanismes sous-jacents à cette différence; 3) l'approche THN est recommandée en analyse univariée et lorsqu'une connaissance insuffisante du système à l'étude rend aléatoire la génération de modèles candidats biologiquement fiables. Dans une optique descriptive, l'utilisation de la sélection pas à pas est souhaitable, voire plus performante que certains CMTIs (McQuarrie & Tsai 1999).

Synthèse

La sélection de modèles n'est qu'un outil dans le large éventail des méthodes scientifiques permettant de comprendre les écosystèmes et ne devrait qu'appuyer – et non remplacer – le jugement biologique (Guthery *et al.* 2005). Malgré les nombreux écrits traitant des avantages et inconvénients reliés aux deux écoles de pensée, il appert que le choix entre la sélection pas à pas (THNs) et les critères d'information (CMTIs) dépend des objectifs recherchés (*i.e.* description vs explication), de la structure des données disponibles, de la connaissance du système étudié et du respect des conditions d'utilisation des approches préconisées (voir ci-haut, notamment McQuarrie & Tsai 1999; Ginzburg & Jensen 2004; Johnson & Omland 2004). De plus, quoiqu'en disent les statisticiens, la popularité et l'applicabilité d'une approche par la communauté scientifique sont proportionnelles à sa facilité d'implémentation et

d'interprétation (Kadane & Lazar 2004). En comparant les différentes approches de sélection de modèles, ces derniers stipulent d'ailleurs que parmi les plus performantes, le choix d'une approche '*est souvent une question d'opinion qu'un statisticien ou un utilisateur consciencieux peut faire légitimement ou non sans pour autant effectuer une erreur logique démontrable*'. En conclusion de leur revue des différentes approches de sélection de modèles, Johnson & Omland (2004) affirment que '*les biologistes doivent décider quand l'utilisation d'une ou l'autre des approches est la plus appropriée*', alors que Stephens *et al.* (2005) suggèrent que '*ces méthodes doivent être intégrées à la multitude d'outils disponibles aux biologistes*' et qu'elles peuvent être utilisées en complémentarité dans une même étude [Guthery *et al.* 2001; voir également les approches FSP ('*Fast-stepwise procedures*') qui combinaient les deux approches à la fin des années '80 (Hongzhi & Lan 1989)]. En effet, MacNally *et al.* (2002) soulignaient que la convergence des différentes approches souligne l'éloquence des variables retenues. Selon Guthery (2007), les approches inductives (telles que les CMTIs et la sélection pas à pas) ne sont pas des finalités, mais plutôt des moyens de générer des hypothèses novatrices qui devront être testées, ultimement, par des approches hypothéticodéductives.

Application de la sélection pas à pas aux MUHs des chapitres III et IV

Limites de l'approche de sélection de modèle préconisée

La section précédente a souligné les forces et faiblesses des principales approches 'fréquentistes' de sélection de modèle actuellement envisageables en plus de suggérer la relative équivalence de l'AIC et de la sélection itérative pas à pas comme méthodes potentielles. Cependant, l'exercice de simulation de McQuarrie et Tsai (1999) a orienté le choix de la sélection pas à pas avec des seuils α de F_{05} et F_{15}

pour bâtir les différents modèles d'utilisation d'habitat (MUHs) des chapitres III et IV. Les principales conséquences envisageables sont toutefois une éventuelle surparamétrisation [tout comme pour les approches CMTIs (voir Kadane & Lazar 2004; Guthery *et al.* 2005)], bien que ce biais risque d'être équitablement distribué entre les différents groupes de variables (STR, PAYS, CPMVs), n'influençant pas nécessairement les proportions de variation expliquée suivant la partition de la variance. Le caractère '*super-saturé*' des dispositifs utilisés dans les chapitres III et IV a été en partie atténué en limitant le nombre de variables candidates dans les deux chapitres suivants (chapitre III : 38 variables vs 100 observations; chapitre IV : 36 variables vs 50 observations).

Une des faiblesses de la sélection pas à pas est son utilisation abusive basée sur peu d'arguments biologiques lors de l'élaboration de milliers – voire de millions – de possibilités de modèles explicatifs (Shtatland *et al.* 2001) à l'aide des fonctions itératives automatisées des logiciels d'analyse statistique. Afin de limiter le nombre de variables 'nuisibles' et peu informatives retenues dans les modèles présentés dans les deux chapitres suivants (III et IV), la sélection des modèles pas à pas a été interactive, basée tant sur les considérations statistiques des algorithmes utilisés que sur l'importance biologique des prédicteurs candidats (Derksen & Keselman 1992; MacNally *et al.* 2000).

Principes de construction des modèles d'utilisation d'habitat (MUHs)

Les modèles d'utilisation d'habitat (MUHs) construits aux chapitres III et IV contenaient quatre groupes de variables distincts : 1) des variables spatiales (CPMVs), deux groupes de variables environnementales, soit 2) les variables de structure/composition de peuplement (STR) et 3) les caractéristiques du paysage, ainsi que 4) des variables catégoriques indépendantes référant au type de milieu

(TRAITEMENT) et au réplicat (SITE), ce dernier étant niché dans le type de milieu [SITE(TRAITEMENT)]. Dans le cadre des chapitres III et IV, les modèles d'utilisation d'habitat (MUHs), bien que basés sur des variables candidates reconnues comme potentiellement importantes d'un point de vue faunique, servaient à explorer les relations des prédictors d'habitat avec l'abondance des espèces à l'étude, afin de partitionner ensuite la variation expliquée par les différentes composantes des MUHs. De tels objectifs s'inscrivent adéquatement dans la limite d'application de l'approche pas à pas et des THNs. De plus, la sélection pas à pas de CPMVs est préconisée par Borcard & Legendre (2002) et Borcard *et al.* (2004) (voir précédemment) afin de discriminer les prédictors spatiaux les plus importants à l'explication de la variation observée pour une variable dépendante. Cet argument a contribué à retenir cette approche de sélection pour les variables environnementales, visant à uniformiser l'approche de sélection pour tous les prédictors utilisés.

Ainsi, suite à une sélection parallèle et indépendante des CPMVs et des variables environnementales (structure de peuplement et caractéristiques du paysage) significatives (voir les chapitres III et IV), l'analyse était conduite sur le modèle complet, comprenant à la fois les variables spatiales (CPMV) et environnementales significatives, en plus des variables indépendantes catégoriques référant au type de milieu. Les variables SITE et TRAITEMENT ont donc été forcées dans le modèle de régression multiple final à l'aide du module de modèle linéaire général (*General Linear Models*) du logiciel SYSTAT 11.0 (SYSTAT Software Inc. 2004). Un examen rigoureux des conditions d'application a été réalisé pour l'ensemble des prédictors retenus, tant lors de la sélection des modèles que dans l'exécution du modèle final. Les données non normales ont été transformées (transformation logarithmique ou quadratique) et des tests de Levene (homogénéité des variances) ou de Shapiro-Wilk (normalité des résidus) (Zar 1999) ont été réalisés.

Un point important quant à l'intégration des CPMVs relève des bases mêmes de cette approche de modélisation de l'autocorrélation spatiale. En effet, lorsque les variables indépendantes environnementales (*i.e.* variables de structure/composition des peuplements ainsi que caractéristiques du paysage) significatives suivant une régression pas à pas étaient incluses dans le modèle final en compagnie des CPMVs significatives, certaines CPMVs devenaient non significatives dans le modèle résultant. Cette situation s'explique par le fait que certaines des variables environnementales utilisées sont spatialement structurées et qu'une CPMV explique cette structure ; ainsi l'ajout de ces variables environnementales explique mieux – voire davantage – les variations observées de la variable dépendante et de ce fait, prennent part de manière significative à l'explication de la variabilité. Borcard & Legendre (2002) ainsi que Borcard *et al.* (2004) soulignent que certains patrons spatiaux peuvent être reliés à des variables environnementales qui n'ont pas été mesurées; de ce fait, certaines CPMVs demeurent significatives dans le modèle final, et leur rang détermine l'échelle relative d'autocorrélation spatiale non considérée par les variables environnementales.

PARTITION DE LA VARIANCE

Objectifs et concepts sous-jacents

Lorsque plusieurs variables indépendantes ont un effet significatif sur une ou plusieurs variables dépendantes, il peut s'avérer intéressant de quantifier l'amplitude de cet effet (Borcard *et al.* 1992; Guthery *et al.* 2001). À cette fin, il est possible de catégoriser les prédictors en groupes selon le type de variables dont il s'agit (*e.g.* variables climatologiques, biotiques, topographiques). Généralement, la première division utilisée en écologie sépare les variables environnementales des variables

spatiales (e.g. Borcard *et al.* 1992; Peres-Neto *et al.* 2006). Toutefois, il arrive que les espèces étudiées et les variables environnementales partagent une même structure spatiale, que ce soit par l'effet d'un environnement structuré sur la variable dépendante d'intérêt ou par le biais de variables confondantes non incluses dans le modèle statistique et qui induisent une structure spatiale observable tant sur les variables dépendantes qu'indépendantes du modèle (Borcard *et al.* 1992). Si la portion 'spatiale' de la variation partagée par des variables environnementales n'est pas discriminée, les causes d'une fluctuation de la variable dépendante peuvent être faussement attribuées à des variables indépendantes (Legendre & Troussellier 1988; Legendre 1993).

Ainsi, une part de la variabilité expliquée peut être reliée à la structure spatiale dont l'influence est extraite tant par les variables environnementales que spatiales. Un tel exercice est appelé '*analyse de variance commune*' ou plus récemment '*partition de la variance*' [voir Mood (1969), Kerlinger & Pedhazur (1973), Whittaker (1984) et Legendre (*soumis*) pour la réflexion théorique et mathématique des cas univariés, de même que Borcard *et al.* (1992, 2004), Borcard & Legendre (1994, 2002), Méot *et al.* (1998) et plus récemment Peres-Neto *et al.* (2006) pour les cas multivariés]. Cette approche est utilisée lorsque deux ou plusieurs groupes de variables peuvent être invoqués pour expliquer la variation d'une ou de plusieurs variables écologiques afin d'en discriminer la part respectivement expliquée (Legendre & Legendre 1998; Legendre *et al.* 2005). Elle peut s'appliquer tant aux méthodes de régression multiple que d'analyses canoniques (Borcard *et al.* 1992; Peres-Neto *et al.* 2006; Legendre *soumis*). Dans une partition de la variance, la taille des effets d'un groupe de prédicteurs est proportionnelle à l'amplitude des valeurs observées (Whittaker 1984; Legendre & Legendre 1998).

Principe d'utilisation

En confrontant l'abondance d'espèces à des variables environnementales et spatiales (voir Borcard *et al.* 1992), la variance peut se diviser en quatre parties : 1) la *variation environnementale non spatiale* (fraction **A**; Figure 5) correspond à la fraction de variance en espèces qui s'explique par les prédicteurs environnementaux indépendamment de toute structure spatiale; 2) la *variation commune* correspond à la structure spatiale des données d'espèces qui est aussi partagée par les données environnementales (fraction **B**; Figure 5), en conséquence des relations d'espèces avec des conditions environnementales spatialement structurées; 3) la *variation purement spatiale* correspond aux patrons spatiaux des données d'espèces qui ne sont pas induits par les données environnementales (fraction **C**; Figure 5). Ces patrons reflètent généralement des processus biologiques à distribution contagieuse (*e.g.* croissance, reproduction, prédation) n'ayant pas de relation avec les variables environnementales considérées dans l'analyse; 4) la *variation inexpliquée* correspond à la fraction de variance en espèces qui n'est ni expliquée par les coordonnées spatiales ni par les données environnementales (fraction **D**; Figure 5), *i.e.* la variance résiduelle.

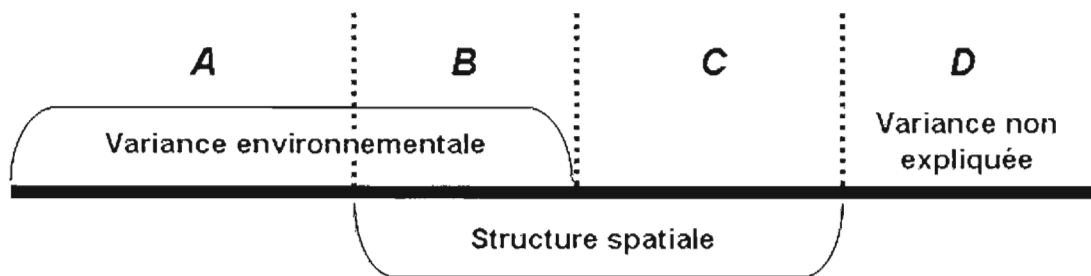


Figure 5. Partition de la variance de données d'espèces montrant la part expliquée par les données environnementales (**A**), par la structure spatiale (**C**) de même que par leur intersection (**B**), ainsi que la part de variance non expliquée par les variables utilisées dans l'analyse (**D**). (Adaptée de Borcard *et al.* 1992)

Le principe de partition de la variance est relativement simple. Une fois que le modèle complet de régression multiple expliquant la variable dépendante Y est bâti, les prédicteurs sont regroupés selon leur type d'effet [e.g. variables environnementales (X) vs spatiales (W), ou encore deux groupes de prédicteurs classés *a priori* (Figure 6) (Legendre 1993 *soumis*; Drapeau *et al.* 2000; Legendre & Borcard 2006)]. Par la suite, toutes les possibilités de régressions partielles sont réalisées en considérant les groupes de prédicteurs seuls puis, s'il y a plus que deux groupes, en interaction (*i.e.* seulement X puis seulement W , ou encore seulement X , seulement W , seulement Z , puis $X*W$, $X*Z$ et finalement $W*Z$). Chaque régression partielle est obtenue en deux étapes : 1) en régressant X sur W afin d'obtenir les résidus $X_{\text{res}(W)}$, puis 2) en régressant Y sur $X_{\text{res}(W)}$ afin d'obtenir entre autres le coefficient de détermination ajusté (ci-après référé comme R_a^2) des régressions partielles (R_a^2 partiel) (Borcard 2002; Legendre *soumis*).

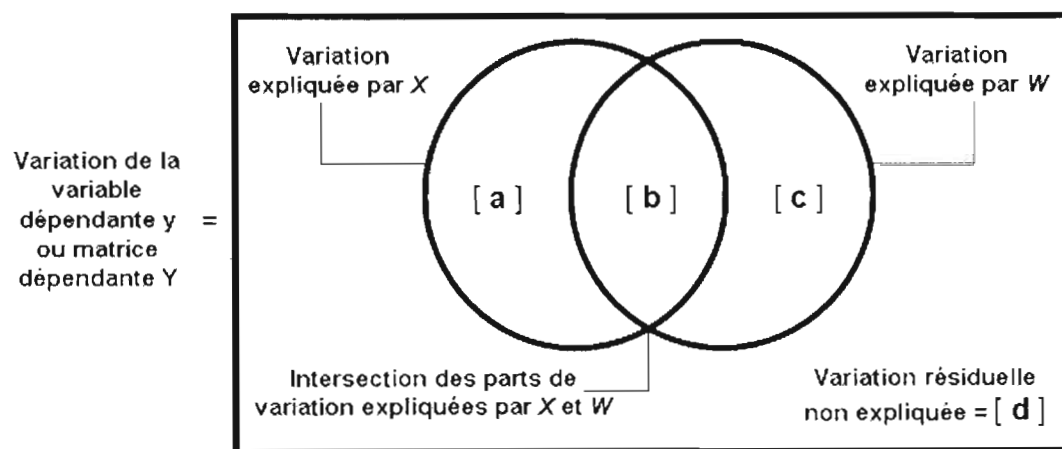


Figure 6. Partition de la variance de données d'espèces montrant la part expliquée par un groupe de données X (e.g. environnementales ; fraction [a]) et un groupe de données W (e.g. spatiales; fraction [c]) de même que par leur intersection (fraction [b]), ainsi que la part de variance non expliquée par les variables utilisées dans l'analyse (fraction [d]). Le rectangle représente 100 % de variation en y ou Y . (Adapté de Legendre 1993)

Pour chaque régression partielle de même que pour le modèle complet, le R_a^2 calculé est conservé afin de déterminer les fractions respectives des différents groupes de prédicteurs (par soustractions et additions), leurs interactions ainsi que la variation résiduelle, considérant que la variation totale somme à 1 (ou 100 %) (voir les équations du Tableau 1). Le même raisonnement peut être réalisé pour une partition de la variance avec trois (Tableau 1) ou quatre groupes de variables indépendantes (Anderson & Gribble 1998; Cushman & McGarigal 2002; Økland 2003).

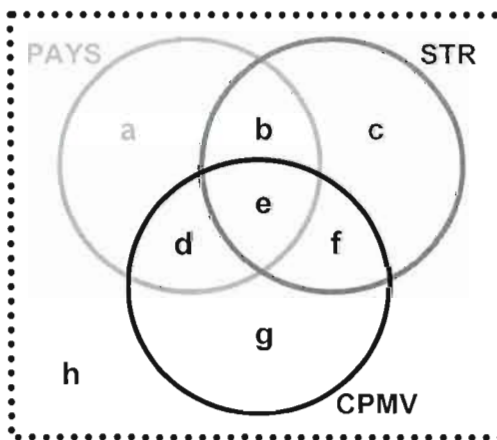
Dans les trois principaux chapitres de la présente thèse, la partition de la variance a été utilisée pour trois groupes de prédicteurs (chapitres III et IV : PAYS, STR, CPMVs; chapitre V : PERTE, FRAG, PAYS) ainsi que pour toutes les intersections possibles entre ces groupes de prédicteurs. Dans les chapitres III et IV, une partition de la variance a été réalisée pour chaque MUH indépendamment. Dans un contexte de régression multiple, l'utilisation de la partition de variance pour des groupes de variables est préférable à l'analyse des contributions individuelles des variables indépendantes par le biais de leur coefficient de corrélation partielle, puisqu'il distingue les fractions uniques et communes de la variation expliquée (Drapeau *et al.* 2000; Peres-Neto *et al.* 2006).

Justification d'utiliser le R_a^2 et signification des variances négatives

L'utilisation du R_a^2 permet d'obtenir un estimé non biaisé de la variabilité d'une ou plusieurs variables dépendantes qui est expliquée par une table de variables indépendantes (Ohtani 2000), tant pour la régression multiple que pour l'analyse canonique (Legendre *soumis*). Cette mesure d'ajustement permet les comparaisons de coefficients de régression sur des bases de données différentes, considérant un nombre d'objets et de prédicteurs différents (Legendre *soumis*).

Tableau 1. Explication des différentes fractions, schématisation du fractionnement de variance pour trois groupes de variables (paysage : PAYS ; peuplements : STR ; coordonnées principales de matrice de voisinage : CPMVs) et exemples de calculs pour le fractionnement d'effets simples, d'intersections doubles et triple.

Effet	Symbole	Fraction de variance expliquée par
Variance totale expliquée	VTE	Les variables de paysage, de peuplement, les coordonnées principales de matrice de voisinage (CPMV) et leurs interactions doubles et triple.
Simple	a	Les variables de paysage seulement.
	c	Les variables de peuplement seulement.
	g	Les CPMVs seulement.
Intersection double	b	L'intersection entre les variables de paysage et de peuplement.
	d	L'intersection entre les variables de paysage et les CPMVs.
	f	L'intersection entre les variables de peuplement et les CPMVs.
Intersection triple	e	L'intersection entre les variables de paysage, de peuplement et les CPMVs.
Variance résiduelle	h	Variance non expliquée par les variables utilisées.



Exemples de calculs des fractions de variance:

$$VTE = a + b + c + d + e + f + g$$

$$a = VTE - (b + c + d + e + f + g)$$

$$a = VTE - (STR * CPMV)$$

$$b = (b + c + d + e + f + g) - (d + e + f + g) - c$$

$$b = (STR * CPMV) - CPMV - c$$

$$e = VTE - (a + b + c + d + f + g)$$

$$h = 100 - VTE$$

Lors d'une partition de la variance suivant une régression multiple, le R_a^2 peut, à l'occasion, prendre des valeurs négatives (Legendre & Legendre 1998; Legendre *soumis*). Ce cas est surtout observé pour les intersections (variation partagée; voir la fraction **B** des Figures 5 et 6; ou encore les fractions **b**, **d**, **e** et **f** du Tableau 1) (Peres-Neto *et al.* 2006) en raison de l'influence de variables suppressives (Azen & Budescu 2003) ou par le biais de deux prédicteurs fortement corrélés à la variable dépendante mais dont les influences sont opposées (Legendre & Legendre 1998). Sachant qu'une valeur nulle de R_a^2 signifie que les variables explicatives n'expliquent pas davantage de variation que des variables aléatoires, Legendre (*soumis*) suggère de considérer les valeurs négatives de R_a^2 comme des valeurs nulles, puisqu'elles expliqueraient moins de variation que des variables aléatoires. La part de variation expliquée par deux variables (ou groupes de variables) en intersection, si elle est supérieure à zéro, signifie quant à elle que l'interaction explique mieux les variations de la variable dépendante que la somme des effets individuels (Legendre & Legendre 1998).

Influence du nombre de variables sur la part de variation expliquée

Il est admis que lors d'une partition de la variance, le nombre de variables indépendantes par groupe influence la part de variation expliquée (Peres-Neto *et al.* 2006) puisque la méthode utilisée ne permet pas de distinction claire entre la vraie variation structurale des données et la variation stochastique. En effet, chaque variable explicative utilisée est à même d'augmenter – par chance seulement – la part de variation expliquée (Borcard *et al.* 1992). Il importe donc de demeurer critique, une fois la sélection de variables complétée, sur le nombre de prédicteurs retenus pour chacun des groupes et de juger de l'influence de ce nombre sur la part de variation expliquée. Dans les chapitres III et IV, la plus faible part de variation reliée aux CPMVs peut s'expliquer par le nombre peu élevé de CPMVs retenues une fois

l'insertion de variables indépendantes spatialement structurées dans le modèle final (Peres-Neto *et al.* 2006).

De plus, la part de variation inexpliquée (fraction **D** des Figures 5 et 6; fraction **h** du Tableau 1) peut varier de petite à grande en fonction de la quantité de prédicteurs utilisés, et bien que plusieurs études tentent de limiter cette portion par une connaissance importante de l'écosystème étudié *a priori*, il est pratiquement impossible de mesurer toutes les variables environnementales (*e.g.* toutes les interactions biologiques et les facteurs environnementaux externes) prépondérantes dans un système (Borcard *et al.* 1992). L'utilisation d'une approche de spatialisation efficace des structures de corrélation (*e.g.* CPMVs, filtre spatial de matrices géographiques de connectivité) permet toutefois de contrôler au maximum la portion 'spatiale' de la variation des données; ainsi, la part de variance inexpliquée ne comporte que des effets 'locaux' et spatialement désorganisés à l'échelle de l'aire d'étude (Borcard & Legendre 2002).

CONCLUSIONS

Plusieurs des différentes approches utilisées dans la présente thèse constituent des méthodes de pointe en écologie numérique. Bien que certaines d'entre elles ne soient pas encore toutes appliquées à grande échelle en écologie du paysage et dans l'étude des relations *faune – habitat*, elles n'en demeurent pas moins le résultat de longues réflexions, de débats décennaux et de l'évolution de plusieurs lignes de pensées, d'analyses et de concepts qui demandent encore à être parfaits. Dans la critique de ces différentes approches, une citation de Guthery *et al.* (2001, 2005) m'est apparue plus intéressante encore que les connaissances acquises par le biais des différentes approches statistiques complexes que j'ai eu la chance d'aborder. Face à la fulgurante montée en importance de l'écologie numérique dans les publications

contemporaines, ces auteurs rappellent que « *l'écologie elle-même, plutôt que la statistique, devrait être conservée en avant-plan des objectifs scientifiques en recherche* ». Finalement, la citation ci-dessous traduit bien le scepticisme de plusieurs face à ce phénomène et devrait, quant à moi, être gardée en mémoire...

« If you torture the data for long enough, in the end they will confess... »

- S. Derksen & H.J. Keselman (1992)

REMERCIEMENTS

J'aimerais remercier Raphaël Proulx, du Laboratoire des Sciences Complexes (LSC) de l'Université de Montréal, pour ses précieux conseils lors de l'élaboration du dispositif expérimental et du choix des différents types d'analyses statistiques utilisées dans ma thèse, particulièrement pour sa participation active à la réflexion et à la relecture de ce chapitre. Merci au Dr. Pierre Legendre (UdM) pour ses conseils relatifs à l'utilisation des coordonnées principales de matrices de voisinage (CPMV) et à l'approche d'élaboration des modèles d'utilisation d'habitat. Finalement, pour leurs inestimables conseils et suggestions ainsi que pour avoir répondu à plusieurs de mes interrogations tout au long de la rédaction de ce chapitre, je tiens à remercier le Dr. Pedro Peres-Neto (UQAM), le Dr. Daniel Borcard (UdM) ainsi que MM. Guillaume Blanchet et Miguel de Cáceres, étudiants gradués dans le laboratoire du Dr. Legendre. Merci également à Christian Dussault (MRNF), Alain Caron, Caroline Hins et Yan Boulanger (UQAR) pour leurs nombreux commentaires. La rédaction de ce chapitre a été rendue possible grâce au soutien de l'Université du Québec à Rimouski et du Consortium de recherche sur la forêt boréale commerciale de l'Université du Québec à Chicoutimi.

RÉFÉRENCES

- Akaike, H. 1973. Information theory and an extension of the maximum likelihood principle. Pages 267-281 In 2nd International Symposium on Information Theory. B. N. Petrov & F. Csaki (Eds.), Budapest.
- Akaike, H. 1974. A new look at the statistical model identification. IEEE Transactions on Automatic Control AC **19**: 716-723.
- Akaike, H. 1987. Factor analysis and AIC. Psychometrika **52** : 317-332.
- Anderson, M. J., & N. A. Gribble. 1998. Partitioning the variation among spatial, temporal and environmental components in a multivariate data set. Australian Journal of Ecology **23**: 158-167.
- Anderson, D. R., & K. P. Burnham. 2002. Avoiding pitfalls when using information-theoretic methods. Journal of Wildlife Management **66**: 912-918.
- Anderson, D. R., K. P. Burnham & W. L. Thompson. 2000. Null hypothesis testing: problems, prevalence and an alternative. Journal of Wildlife Management **64**: 912-923.
- Azen, R., & D. V. Budescu. 2003. The dominance analysis approach for comparing predictors in multiple regression. Psychological Methods **8**: 129-148.
- Bhansali, R. J., & D. Y. Downham. 1977. Some properties of the order of an autoregressive model selected by a generalization of Akaike's FPE criterion. Biometrika **64**: 547-551.
- Borcard, D. 2002. Régression et corrélations multiples et partielles : r^2 partiel, contribution et fraction [a]. Université de Montréal, notes du cours *Biostatistique II* (BIO 2042), 8 p. URL : <http://biol10.biol.umontreal.ca/BIO2042/r2partiel.pdf>.
- Borcard, D., & P. Legendre. 2001. SpaceMaker 2 software. University of Montreal, Department of Biological Sciences.

- Borcard, D., & P. Legendre. 2002. All-scale spatial analysis of ecological data by means of principal coordinates of neighbour matrices. *Ecological Modelling* **153**: 51-68.
- Borcard, D., P. Legendre & P. Drapeau. 1992. Partialling out the spatial component of ecological variation. *Ecology* **73**: 1045-1055.
- Borcard, D., P. Legendre, C. Avois-Jacquet & H. Tuomisto. 2004. Dissecting the spatial structure of ecological data at multiple scales. *Ecology* **85**: 1826-1832.
- Bozdogan, H. 1987. Model selection and Akaike's information criterion (AIC): the general theory and its analytical extensions. *Psychometrika* **52**: 345-370.
- Bozdogan, H. 2000. Akaike's information criterion and recent developments in information complexity. *Journal of Mathematical Psychology* **44**: 62-91.
- Bray, R. J., & J. T. Curtis. 1957. An ordination of the upland forest communities of southern Wisconsin. *Ecological Monographs* **27**: 325-349.
- Brind'Amour, A. D. Boisclair, P. Legendre & D. Borcard. 2005. Multiscale spatial distribution of a littoral fish community in relation to environmental variables. *Limnology and Oceanography* **50**: 465-479.
- Burnham, K. P., & D. R. Anderson. 2001. Kullback-Leibler information as a basis for strong inference in ecological studies. *Wildlife Research* **28**: 111-119.
- Burnham, K. P., & D. R. Anderson. 2002. Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach. 2nd edition. Springer-Verlag, New York, 488 p.
- Chatfield, C. 1995. Model uncertainty, data mining and statistical inference. *Journal of the Royal Statistical Society Series A* **158**: 419-466.
- Cohen, J. 1994. The Earth is round ($p < .05$). *American Psychologist* **49**: 997-1003.

- Cohen, J., & P. Cohen. 1983. Applied multiple regression/correlation analysis for the behavioural sciences. Erlbaum, Mahwah, New Jersey, USA.
- Cushman, S. A., & K. McGarigal. 2002. Hierarchical, multiscale decomposition of species-environment relationships. *Landscape Ecology* **17**: 637-646.
- Dale, M. R. T. 1999. Spatial pattern analysis in plant ecology. Cambridge University Press, Cambridge, 326 p.
- Dale, M. R. T., & M.-J. Fortin. 2002. Spatial autocorrelation and statistical tests in ecology. *Écoscience* **9**: 162-167.
- Dale, M. R. T., P. Dixon, M.-J. Fortin, P. Legendre, D. E. Myers & M. S. Rosenberg. 2002. Conceptual and mathematical relationships among methods for spatial analysis. *Ecography* **25**: 558-577.
- D'Aubigny, G. 2006. Dépendance spatiale et autocorrélation. Pages 17-45 *In* Analyses statistiques de données spatiales. J.-J. Driesbeke, M. Lejeune & G. Saporta (Eds.). Paris.
- Derksen, S., & H. J. Keselman. 1992. Backward, forward and stepwise automated subset selection algorithms: frequency of obtaining authentic and noise variables. *British Journal of Mathematical and Statistical Psychology* **45**: 265-282.
- Drapeau, P., A. Leduc, J.-F. Giroux, J.-P. L. Savard, Y. Bergeron & W. L. Vickery. 2000. Landscape-scale disturbances and changes in bird communities of boreal mixed-wood forests. *Ecological Monographs* **70**: 423-444.
- Dray, S., P. Legendre & P. R. Peres-Neto. 2006. Spatial modelling: a comprehensive framework for principal coordinate analysis of neighbour matrices (PCNM). *Ecological Modelling* **196**: 483-493.
- Dutilleul, P. 1993. Spatial heterogeneity and the design of ecological field experiments. *Ecology* **74**: 1646-1658.

- Dutilleul, P. 1998. Incorporating scale in ecological experiments: study design. Pages 369-386 *In* Ecological scale: theory and applications. D. L. Peterson & V. T. Parker (Eds.). Columbia University Press, New York, NY, USA.
- Eberhardt, L. L. 2003. What should we do about hypothesis testing? *Journal of Wildlife Management* **67**: 241-247.
- Ellison, A. M. 2004. Bayesian inference in ecology. *Ecology Letters* **7**: 509-520.
- Fisher, R. A. 1926. The arrangement of field experiments. *Journal of the Ministry of Agriculture* **33**: 503-513.
- Flack, V. F., & P. C. Chang. 1987. Frequency of selecting noise variables in subset regression analysis: a simulation study. *American Statistician* **41**: 84-86.
- Fortin, M.-J. 1999. Spatial statistics in landscape ecology. Pages 253-279 *In* Landscape ecological analysis: issues and applications. J. M. Klopatek & R. H. Gardner. Springer-Verlag, New-York.
- Fortin, M.-J., & S. Payette. 2002. How to test the significance of the relation between spatially autocorrelated data at the landscape scale: A case study using fire and forest maps. *Écoscience* **9**: 213-218.
- Freedman, L. S., D. Pee & D. N. Midthune. 1992. The problem of underestimating the residual error variance in forward stepwise selection. *The Statistician* **41**: 405-412.
- Getis, A., & D. Griffith. 2002. Comparative spatial filtering in regression analysis. *Geographical Analysis* **34**: 130-140.
- Ginzburg, L. R., & C. X. J. Jensen. 2004. Rules of thumb for judging ecological theories. *Trends in Ecology and Evolution* **19**: 121-126.
- Gouvernement du Québec. 2006. Règlement sur les normes d'intervention dans les forêts du domaine de l'État. URL: http://www2.publicationsduquebec.gouv.qc.ca/dynamicSearch/telecharge.php?type=3&file=/F_4_1/F4_1R1_001_1.htm

- Griffith, D. 2000. A linear regression solution to the spatial autocorrelation problem. *Journal of Geographical Systems* **2**: 141-156.
- Griffith, D. 2003. Spatial autocorrelation and spatial filtering: gaining understanding through theory and scientific visualization. Springer-Verlag, Berlin, Germany.
- Griffith, D. A., & L. J. Layne. 1999. A casebook for spatial statistical analyses: a compilation of analyses of different thematic datasets. Oxford University Press.
- Griffith, D. A., & P. R. Peres-Neto. 2006. Spatial modeling in ecology: the flexibility of eigenfunction spatial analyses. *Ecology* **87**: 2603-2613.
- Guthery, F. S. 2007. Deductive and inductive methods of accumulating reliable knowledge in wildlife science. *Journal of Wildlife Management* **71**: 222-225.
- Guthery, F. S., & R. L. Bingham. 2007. A primer on interpreting regression models. *Journal of Wildlife Management* **71**: 684-692.
- Guthery, F. S., J. J. Lusk & M. J. Peterson. 2001. The fall of the null hypothesis: liabilities and opportunities. *Journal of Wildlife Management* **65**: 379-384.
- Guthery, F. S., L. A. Brennan, M. J. Peterson & J. J. Lusk. 2005. Information theory in wildlife science: critique and viewpoint. *Journal of Wildlife Management* **69**: 457-465.
- Hongzhi, A., & G. Lan. 1989. Fast stepwise procedures of selection of variables by using AIC and BIC criteria. *Acta Mathematicae Applicatae Sinica* **5**: 60-67.
- Hubbard, R., & M. J. Bayarri. 2003. Confusion over measures of evidence (p 's) versus errors (α 's) in classical statistical testing. *American Statistician* **57**: 171-182.
- Hurlbert, S. H. 1984. Pseudoreplication and the design of ecological field experiments. *Ecological Monographs* **54**: 187-211.

- Imbimbo, B. P., P. Martinelli, M. Rocchetti, G. Ferrari, G. Bassotti & E. Imbimbo. 1991. Efficiency of different criteria for selecting pharmacokinetic multiexponential equations. *Biopharmaceutics and Drug Disposition* **12**: 139-147.
- Johnson, J. B., & K. S. Omland. 2004. Model selection in ecology and evolution. *Trends in Ecology and Evolution* **19**: 101-108.
- Kadane, J. B., & N. A. Lazar. 2004. Methods and criteria for model selection. *Journal of the American Statistical Association* **99**: 279-290.
- Keitt, T. H., O. N. Bjørnstad, P. M. Dixon & S. Citron-Pousty. 2002. Accounting for spatial pattern when modeling organism-environment interactions. *Ecography* **25**: 616-625.
- Kerlinger, F. N., & E. J. Pedhazur. 1973. *Multiple regression in behavioral research*. Holt, Rinehart and Winston, New York, USA.
- Kirk, R. E. 1996. Practical significance: a concept whose time has come. *Educational and Psychological Measurement* **56**: 746-759.
- Legendre, P. 1993. Spatial autocorrelation: trouble or new paradigm? *Ecology* **74**: 1659-1673.
- Legendre, P. *Soumis*. Studying beta diversity: ecological variation partitioning by multiple regression and canonical analysis. *Journal of Plant Ecology*, 16 p.
URL: http://www.bio.umontreal.ca/legendre/reprints/J_Plant_Ecology_Legendre.pdf.
- Legendre, P., & D. Borcard. 1994. Rejoinder. *Environmental and Ecological Statistics* **1**: 57-61.
- Legendre, P., & D. Borcard. 2006. Quelles sont les échelles spatiales importantes dans un écosystème ? Pages 425-442 *In* *Analyses statistiques de données spatiales*. J.-J. Driesbeke, M. Lejeune & G. Saporta (Eds.). Paris.
- Legendre, P., & L. Legendre. 1998. *Numerical Ecology*, 2nd English edition. Elsevier Science BV, Amsterdam, 853 p.

- Legendre, P., & M. Trousselier. 1988. Aquatic heterotrophic bacteria: modeling in the presence of spatial autocorrelation. *Limnology and Oceanography* **33**: 1055-1067.
- Legendre, P., M. R. T. Dale, M.-J. Fortin, J. Gurevitch, M. Hohn & D. Myers. 2002. The consequences of spatial structure for the design and analysis of ecological field surveys. *Ecography* **25**: 601-615.
- Legendre, P., M. R. T. Dale, M.-J. Fortin, P. Casgrain & J. Gurevitch. 2004. Effects of spatial structures on the results of field experiments. *Ecology* **85**: 3202-3214.
- Legendre, P., D. Borcard & P. R. Peres-Neto. 2005. Analysing beta diversity: partitioning the spatial variation of community composition data. *Ecological Monographs* **75**: 435-450.
- Liebhold, A. M., & J. Gurevitch. 2002. Integrating the statistical analysis of spatial data in ecology. *Ecography* **25**: 553-557.
- Ludden, T. M., S. L. Beal & L. B. Sheiner. 1994. Comparison of the Akaike Information Criterion, the Schwarz Criterion and the *F* test as guides to model selection. *Journal of Pharmacokinetics and Biopharmaceutics* **22**: 431-445.
- Lukacs, P. M., W. L. Thompson, W. L. Kendall, W. R. Gould, P. F. Doherty Jr., K. P. Burnham & D. R. Anderson. Concerns regarding a call for pluralism of information theory and hypothesis testing. *Journal of Applied Ecology* **44**: 456-460.
- MacNally, R. 2000. Regression and model-building in conservation biology, biogeography and ecology: The distinction between – and reconciliation of – ‘predictive’ and ‘explanatory’ models. *Biodiversity and Conservation* **9**: 655-671.
- MacNally, R. 2002. Multiple regression and inference in ecology and conservation biology: further comments on identifying important predictor variables. *Biodiversity and Conservation* **11**: 1397-1401.
- McQuarrie, A., & C.-L. Tsai. 1999. Model selection in orthogonal regression. *Statistics & Probability Letters* **45**: 341-349.

- Méot, A., P. Legendre & D. Borcard. 1998. Partialling out the spatial component of ecological variation: questions and propositions in the linear modelling framework. *Environmental and Ecological Statistics* **5**: 1-27.
- Ministère des Ressources Naturelles du Québec (MRN). 2003. Loi sur les forêts. Éditeur officiel du Québec, Québec, 97 p.
- Mood, A. 1969. Macro-analysis of the American educational system. *Operations Research* **17**: 770-784.
- Norcliffe, G. B. 1969. On the use and limitations of trend surface models. *Canadian Geographer* **13**: 338-348.
- Ohtani, K. 2000. Bootstrapping R^2 and adjusted R^2 in regression analysis. *Economic Modelling* **17**: 473-483.
- Økland, R. H. 2003. Partitioning the variation in a plot-by-species data matrix that is related to n sets of explanatory variables. *Journal of Vegetation Science* **14**: 693-700.
- Pearce, J., & S. Ferrier. 2000. Evaluating the predictive performance of habitat models developed using logistic regression. *Ecological Modelling* **133**: 225-245.
- Pearson, K. 1907. On the influence of past experience on future expectation. *Philosophical Magazine* **13**: 365-378.
- Peres-Neto, P. R., P. Legendre, S. Dray & D. Borcard. 2006. Variation partitioning of species data matrices: estimation and comparison of fractions. *Ecology* **87**: 2614-2625.
- Perry, J. N., A. M. Liebhold, M. S. Rosenberg, J. Dungan, M. Miriti, A. Jakomulska & S. Citron-Pousty. 2002. Illustrations and guidelines for selecting statistical methods for quantifying spatial pattern in ecological data. *Ecography* **25**: 578-600.
- Richards, S. A. 2005. Testing ecological theory using the information-theoretic approach: examples and cautionary results. *Ecology* **86**: 2805-2814.

- Rushton, S. P., S. J. Ormerod & G. Kerby. 2004. New paradigms for modelling species distributions? *Journal of Applied Ecology* **41**: 193-200.
- Sallabanks, R., E. B. Arnett & J. H. Marzluff. 2000. An evaluation of research on the effects of timber harvest on bird populations. *Wildlife Society Bulletin* **28**: 1144-1155.
- Shibata, R. 1981. An optimal selection of regression variables. *Biometrika* **68**: 45-54.
- Shibata, R. 1986. Consistency of model selection and parameter estimation. Essays in time series and applied processes. *Journal of Applied Probability* **23**: 127-141.
- Shtatland, E. S., E. Cain & M. B. Barton. 2001. The perils of stepwise logistic regression and how to escape them using information criteria and the output delivery system. Pages 222-226 *In* Proceedings of the Twenty-Sixth Annual SAS® Users Group International Conference, SAS Institute Inc., Cary, NC, USA.
- Stephens, P. A., S. W. Burkirk, G. D. Hayward & C. Martínez Del Rio. 2005. Information theory and hypothesis testing: a call for pluralism. *Journal of Applied Ecology* **42**: 4-12.
- Stephens, P. A., S. W. Burkirk, G. D. Hayward & C. Martínez Del Rio. 2007. A call for statistical pluralism answered. *Journal of Applied Ecology* **44**: 461-463.
- Steyerberg, E. W., M. J. C. Eijkemans & J. D. F. Habbema. 1999. Stepwise selection in small data sets: a simulation study of bias in logistic regression analysis. *Journal of Clinical Epidemiology* **52**: 935-942.
- SYSTAT Software Inc. 2004. SYSTAT 11.0 Statistical Software. Point Richmond, California, USA.
- Tukey, J. 1991. The philosophy of multiple comparisons. *Statistical Science* **6**: 100-116.
- Twain, M. 1959. The autobiography of Mark Twain. C. Neider (Ed.), Harper & Row, New York, 388 p.

- Vaughan, I. P., & S. J. Ormerod. 2003. Modelling the distribution of organisms for conservation: optimising the collection of field data for model development. *Conservation Biology* **17**: 1601-1611.
- Westfall, P. H., S. S. Young & D. K. J. Lin. 1998. Forward selection error control in the analysis of supersaturated designs. *Statistica Sinica* **8**: 101-117.
- Whittaker, J. 1956. Vegetation of the Great Smoky Mountains. *Ecological Mongraphs* **26**: 1-80.
- Whittaker, J. 1984. Model interpretation from the additive elements of the likelihood function. *Applied Statistics* **33**: 52-64.
- Whittingham, M. J., P. A. Stephens, R. B. Bradbury & R. P. Freckleton. 2006. Why do we still use stepwise modelling in ecology and behaviour? *Journal of Animal Ecology* **75**: 1182-1189.
- Wintle, B. A., M. A. McCarthy, C. T. Volinsky & R. P. Kavanagh. 2003. The use of Bayesian model averaging to better represent uncertainty in ecological models. *Conservation Biology* **17**: 1579-1590.
- Yoccoz, N. G. 1991. Use, overuse and misuse of significance tests in evolutionary biology and ecology. *Bulletin of the Ecological Society of America* **72**: 106-111.
- Zar, J. H. 1999. Biostatistical analysis, 4th edition. Prentice-Hall, Upper Saddle River, New Jersey, 663 p.

Chapitre III

EFFECTS OF RESIDUAL STAND STRUCTURE AND LANDSCAPE CONFIGURATION ON HABITAT USE BY BIRDS AND SMALL MAMMALS IN MANAGED BOREAL FOREST.³

Martin-Hugues St-Laurent, Jean Ferron, Caroline Hins & Réjean Gagnon⁴

ABSTRACT

Community structure and relative abundance of 27 species of small mammals and forest birds were compared among three types of residual forest stands and unharvested control forest (CO). Treatments were mosaics (OMs and YMs; a checkerboard pattern of residual and logged forest units of 85-100 ha each), and mega-blocks (residual stands of 250-300 ha isolated within a logged area of 2,500-3,000 ha). Relative abundances were also used to establish habitat use models (HUMs). We found no statistical difference in species relative abundances between treatments and COs, but small sample sizes limited statistical power. HUMs explained a large amount of variation in habitat use for 15 mammal and bird species (mean 57.4 ± 3.5 %, ranging between 22.3 and 75.7 %). Variance partitioning

³ Manuscrit publié en 2007 : *Canadian Journal of Forest Research* 37 : 1298-1309.

⁴ *Contribution des co-auteurs* : Jean Ferron (directeur) et Réjean Gagnon (co-directeur) ont travaillé avec moi à l'élaboration du protocole de recherche, à l'interprétation des résultats de même qu'à la révision des versions préliminaires de ce chapitre. Caroline Hins a quant à elle chapeauté une partie des travaux de terrain puis comparé statistiquement les différentes variables de structure de peuplement, en plus de réviser la structure argumentaire de cet article.

emphasized the importance of stand structure characteristics as the principal predictors of habitat used by censused species. Our results suggested that mosaics and mega-blocks are both suitable configurations to maintain studied species, as no species exhibited lower relative abundances in such residual forest stands than in controls. We suggest that residual forest stands planning should shift from a strictly landscape perspective toward a more holistic approach that considers residual forest structure as well as landscape characteristics.

RÉSUMÉ

La structure de communauté et l'abondance relative de 27 espèces de petits mammifères et d'oiseaux forestiers ont été comparées entre trois configurations de peuplements forestiers résiduels matures et la forêt non perturbée (CO). Les configurations étudiées étaient la mosaïque (OMs et YMs; une approche en damiers d'unités de forêt résiduelle et de coupes de 85-100 ha chacune), et le méga-bloc (MBs; un bloc de forêt résiduelle de 250-300 ha isolé par 2500-3000 ha de coupes). Les abondances relatives ont été utilisées pour établir des modèles d'utilisation d'habitat (MUHs). Aucune différence d'abondance relative n'a été notée entre les traitements et les COs, quoique la faible réplication limitait la puissance statistique. Les MUHs expliquaient une large part de variabilité pour 15 espèces (moyenne de $57,4 \pm 3,5\%$, variant de 22,3 à 75,7%). La partition de la variance soulignait l'importance des variables de structure du peuplement comme principaux prédicteurs d'utilisation d'habitat pour les espèces étudiées. Nos résultats suggèrent que les configurations étudiées sont souhaitables pour maintenir les espèces recensées, puisque aucune ne présentait d'abondance relative plus faible qu'en forêt non perturbée. Nous suggérons que la planification des peuplements résiduels devrait évoluer d'une perspective stricte de paysage vers une approche plus holistique en

intégrant tant la structure des peuplements résiduels que les caractéristiques du paysage.

INTRODUCTION

In boreal forest, modern forestry is considered to be the major source of disturbance (Östlund *et al.* 1997) and results in notable changes in forest structure, including habitat loss and fragmentation of mature forest cover (Haila 1999). Habitat loss and fragmentation are recognized as severe threats for wildlife worldwide, affecting abundances and species richness by their influence on landscape configuration and ultimately on structure and composition of residual habitats (Fahrig 2003). It is actually accepted that habitat loss has the most severe influence on wildlife, relegating fragmentation to a subordinate role at the landscape scale (Drapeau *et al.* 2000; Betts *et al.* 2006). At the residual habitat level, however, the influence of the surrounding landscape characteristics as well as the structure of the remaining original habitat patch is known to influence population and species abundances (Ricketts 2001). Wildlife managers have invested numerous efforts in understanding species-habitat and species-area relationships to determine size, shape and numbers of residual habitats, reserves and parks (Franklin 1993). An interesting concept has emerged: the SLOSS approach (Single Large Or Several Small; Jarvinen 1982), that states that under an optimal threshold, habitat fragmentation could induce an increase in abundances and species richness at the landscape scale by enhancing the variety of habitats in a more complete and complex way than a single large fragment of homogeneous habitat (Franklin 1993).

For several years, researchers have focused attention on monitoring variations in abundance of wildlife populations in response to clear-cut logging which is a common silvicultural practice in boreal forests (*e.g.* Ferron *et al.* 1998; Thompson *et*

al. 1999). Such studies have demonstrated that numerous animal species, particularly small prey species, suffer habitat loss as result of clear-cutting in boreal forests. Governments have often required the maintenance of residuals stands in managed forests, and recent studies have concentrated on the importance of such residual forest in maintaining species and populations in logged landscapes (Schieck & Hobson 2000; see also syntheses of Potvin & Bertrand 2004, and Ferron & St-Laurent 2005). Attention has been paid to the shape, size and distribution of residual forest patches within logged landscapes (Haila 1999). According to those considerations, Quebec government have involved many efforts in designing residual forest stands that have evolved in the last decades from strips of 60-100 m in width (~ 8-10 ha in size), surrounding 250-ha logged areas, to small blocks, ranging from 20 to 50 ha in size. Although, some small mammal and passerine species were able to fulfill habitat requirements in residual forest strips (Darveau *et al.* 1999; Côté & Ferron 2001), experiments have demonstrated that strips are not appropriate for several species (Potvin & Bertrand 2004), in addition to be highly susceptible to windthrow 5 to 9 years after logging (Ruel *et al.* 2001). For several species of small mammals and birds however, small blocks are more suitable than strips (Ferron & St-Laurent 2005).

More recently, Quebec offered a unique situation to study the SLOSS approach and the nestedness concept through logging regulation. Two new scenarios of logging configuration have been proposed in order to overcome limited use of residual strips by some species (Quebec Government 2003). Mosaic logging, a checkerboard pattern of residual forest and logged units (each 85-100 ha in size), was implemented in 1995 to promote connectivity and increase residual forest area on a short-term basis (15-20 years). Such residual forest stands initially account for almost 50 % of the logged landscape. After 15-20 years, however, another 40 % of landscape can be clear-cut, leaving 10 % of the original mature forest. In 2001, a mega-block approach was proposed, that leaves residual forest units of 250-300 ha in a logged area of 2,500-3,000 ha, distributed in logged corridors of 3-4 km wide that alternate with 3-4 km

wide corridors of uncut forest; riparian strips are also kept to insure connectivity with other forest stands [see Figure 1 in chapter I for descriptions of these two types of residual forest stands]. A mega-block thus represents approximately 10 % of the original mature forest and maintains more interior forest but less connectivity than residual forest stands under mosaic logging. Planning includes harvesting of all types of residual stands after 15-20 years. While the value of forest strips is known for several species (Darveau *et al.* 1995, 1999; Côté & Ferron 2001; Potvin *et al.* 2001; Boulet *et al.* 2003), no experiment has yet evaluated the value of mosaics and mega-blocks for boreal forest birds and small mammals.

Many studies have underlined the complexity of species-area and species-habitat relationships in forested ecosystems through models emphasizing relevant stand structure attributes and landscape characteristics that influence community structure and abundances (*e.g.* Cushman & McGarigal 2002, 2004; Titeux *et al.* 2004), but few have used a species-based approach (Betts *et al.* 2006).

Using a SLOSS and a species-based approach, our objectives were to: 1) evaluate the effects of two types of logging configurations (mosaics and mega-blocks of residual forest) on some small mammal and forest bird species abundances; 2) determine if abundances differ in residual forest stands recently isolated by mosaic logging (in 2001) compared to those isolated by mosaic logging in 1996, as both were available; and 3) determine between stand structure variables and landscape characteristics, which group is the most relevant in explaining variations in abundances of studied species, and emphasizes the differences among species. According to known species-area relationships, we hypothesized that the relative abundance and species richness of edge-associated species would be highest in mosaics, intermediate in mega-blocks, and lowest in controls, due to the over-representation of edges in both logging configurations compared to control unharvested mature forest. The opposite should occur for interior forest species. In

addition, recently isolated stands in a mosaic landscape (in 2001) may support different relative abundances than residual stands created in 1996, since regenerating forest surrounding such older stands should have grown sufficiently to provide a different habitat than recent clear-cuts. Finally, we hypothesized that the respective importance of stand structure and landscape variables will differ among species. We expected that stand structure variables will explain more variability in abundance than landscape characteristics as home ranges of censused species are smaller than the mean size of studied residual forest stands.

MATERIALS AND METHODS

Study area

This study was conducted in black spruce (*Picea mariana* (Mill.) BSP) boreal forest, north of Lac St. Jean, Quebec, Canada (50°09'N, 72°20'W) (see Figure 1 in chapter II). Mean elevation of the study area is 505 m. At the time of data collection, approximately 30 % of the study area had been logged using the CPRS (cutting with protection of regeneration and soils) technique, a modified clear-cutting technique requiring that harvesting and skidding trails be equally spaced by 15 m. Mature forest stands were mainly composed of black spruce. Balsam fir (*Abies balsamea* (L.) Mill.), white birch (*Betula papyrifera* Marsh.), jack pine (*Pinus banksiana* Lamb.) and trembling aspen (*Populus tremuloides* Michx.) were also present in order of decreasing importance. Alders (*Alnus* spp.), American mountain ash (*Sorbus americana*), juneberry (*Amelanchier* spp.) and willows (*Salix* spp.) dominated the shrub stratum, and the most common ericaceous species in the understory were sheep laurel (*Kalmia angustifolia* L.), swamp laurel (*K. polyfolia*), Labrador tea (*Ledum*

groenlandicum Oeder), leatherleaf (*Chamaedaphne calyculata*), cloudberry (*Rubus chamaemorus*) and blueberries (*Vaccinium* spp.).

Experimental design

Three logging configurations (treatments) were compared to controls of unharvested mature forest with regard to habitat use by small mammals and forest birds: mosaic residual forest stands established in 1996 (OMs: old mosaics) or in 2001 (YMs: young mosaics) and mega-blocks of residual forest (MBs), created in 2002. OMs and YMs ranged between 85 and 100 ha in size, while MBs varied between 250 and 300 ha. Control (CO) sites were located ≥ 500 m to the west of the closest logging edge and were situated in unharvested mature forest for at least 3 km to the north, west and south, to eliminate possible edge effects (see Figure 2 in chapter II). Treatment and control sites were all composed of unharvested mature forest [mean age = 110.8 ± 30.9 years (SE)] and exhibited relatively similar stand structure but high inter-site variability (see SE values in Table 1). We used five sites as replicates for each of the three treatments and the controls, randomly chosen from the available sites, and spaced at least of 1 km (mean distance between sites was 3.5 km) to limit pseudoreplication (see Figure 2 in chapter II). In each of the 20 sites, we randomly placed five grids containing nine circular plots (1-m radius), systematically spaced 50 m apart in three offset rows (see Figure 3a, b in chapter II), for a total sampling effort of 900 plots in 100 grids.

Each plot was georeferenced to enable landscape analyses. Principal coordinates of neighbour matrices (PCNMs) were calculated for the 100 grids, using the x and y coordinates (Borcard & Legendre 2002) of the centre plot as representative coordinates of the grid. By including PCNM terms as predictor variables, we aim to explicitly integrate the spatial structure which is present in our sampling design

(Borcard & Legendre 2002). *SpaceMaker 2* (Borcard & Legendre 2001) was used to calculate a matrix of PCNMs, resulting in an eigenvalue decomposition of the truncated matrix of distances among grids. PCNM numbers are ranked from 1, the minimum value that refers to the study area scale, to a maximal value which refers to the study site scale (see chapter II for more details).

Estimation of species relative abundances

Fecal pellet surveys were used to evaluate the relative use of residual stands (mosaics and mega-blocks) and controls by Snowshoe Hare and Spruce Grouse. Such abundance indices are widely used for hares (Krebs *et al.* 2001; Murray *et al.* 2002) and more recently for grouse (Potvin *et al.* 2001; Huggard 2003). Pellet surveys were conducted during spring of all years in each of the 900 plots. We used 1-m radius circular plots rather than rectangular plots or small circular plots (0.155 m^2) to increase the likelihood of recording fecal pellets and to reduce sample variance (Murray *et al.* 2002). Presence or absence of fecal pellets was assessed shortly after snow melt, before the onset of green-up, and all hare and grouse pellets were removed from each plot. Using presence or absence to determine occupancy rate (Stanley & Royle 2005) leads to more conservative conclusions than absolute abundance (MacKenzie 2005) and provides correlative evidence of the proportion of sites (or treatments) used by the given species, especially when abundances are very low (Stanley & Royle 2005).

We estimated the relative abundance of small rodents in the 20 sites using snap-trapping (Ecke *et al.* 2002; Côté *et al.* 2003). Snap-trapping allowed us to carry out precise species identification using bony palate characteristics for all captured rodents [see Lupien's (2002) identification key of morphological characteristics for small rodents of Quebec]. In the centre of each of the 100 grids (five per site), we

superimposed a small grid of nine (3 x 3) snap traps (Victor TM Model 150) equally spaced by 15 m (see Figure 3c in chapter II), for a trapping effort of 45 traps per site per night. Snap traps were baited with peanut butter, set for two 24-hour periods resulting in 90 trap-nights per site per year. As snow cover remained until the beginning of June each year in the study area, small rodent surveys were conducted between mid-June and mid-July of 2003 and 2004, for a total effort of 3,600 trap-nights. The relative abundance of small rodents was calculated using a trap-effort index to establish number of captures per 100 trap-nights. Traps that were sprung but empty after 24 hours were considered as having a half interval of trapping (Nelson & Clark 1973). The closest distance between two trapping grids was 150 m when two large sampling grids were randomly adjacent, which was not systematic. As Bowman *et al.* (2000) observed positive spatial autocorrelation for small rodents between 133 and 533 m, we used PCNMs to consider spatial autocorrelation within statistical models (see above). Consequently, two adjacent trapping grids were considered to be statistically independent.

In 2004, we estimated abundance of passerines using point counts (Bibby *et al.* 1992) and woodpeckers using call and drumming playbacks (Goggans *et al.* 1989). We placed 3 census stations at least 400 m apart in each of the 20 study sites (5 replicates per treatment) to avoid counting the same individual twice, but again, we used PCNMs to consider possible spatial autocorrelation (see above). Stations were equally distributed among treatments on the centre plot of experimental grids, for a total of 60 stations (see Figure 3 in chapter II). Following Bibby *et al.* (1992), we conducted 10-min point counts (compromise between high detectability and low bias) followed by 15-min playbacks of drumming (for woodpeckers) and calls (for both woodpeckers and passerines) [90 secs of playback followed by 90 secs of listening for Brown Creeper (*Certhia americana*), Red-breasted Nuthatch (*Sitta canadensis*), Winter Wren (*Troglodytes troglodytes*), Black-backed Woodpecker (*Picoides arcticus*) and Three-toed Woodpecker (*P. dorsalis*)]. These species were chosen for

their known sensitivity to logging activities (see Imbeau *et al.* 1999; Drapeau *et al.* 2000). During both point count and playback censuses, two trained observers each recorded the number of individuals of bird species detected by sight or heard within 180° using a 100-m radius. This fixed radius was used to ensure that detected birds were located within a known type of landscape and stand structure. Although measures relative to reproductive success may be far more informative than sole abundance, and as our goal was to assess community response to different treatments, we focused on abundances, as largely done previously (*e.g.* Imbeau *et al.* 1999; Thompson *et al.* 1999; Drapeau *et al.* 2000). The two observers' records were then compared and point count and playback data were combined to ensure that the final survey sheet included only unambiguous individuals. All stations were visited three times during the breeding season (16 May- 4 July), between 05:00 and 10:00 hrs, for a total sampling effort of 180 station-days. The order of station visits was rotated to minimize bias associated with time of day. We did not conduct surveys during heavy rain or strong wind. We used the highest abundance recorded during the three visits as the abundance for each species at a given station (Blondel *et al.* 1970, 1981).

Characterization of stand structure

Percentages of lateral and vertical vegetation cover were evaluated on all experimental plots to estimate cover. Lateral cover [foliage density estimated in 10 classes, from no obstruction (0 %) to complete obstruction (100 %)] of the understory was measured using a 2-m vegetation profile board (Nudds 1977). Vertical cover (density of canopy closure) was measured at the centre of each plot through a 50 x 50 cm square frame held at 1 and 2 m above the ground, using the same 10 % classes (Benz 2000). We counted and identified the species of each ligneous stem (trees and ericaceous shrubs) having twigs between 0 and 2 m above ground (hereafter referred to as the 0-2 m stratum) in each 1-m radius plot. We also characterized forest

vegetation in detail on a 1/25-ha forest plot (11.28-m radius) located at the centre of the 100 large grids (see Figure 3a in chapter II). Each ligneous stem was identified to species and we measured diameter at breast height (DBH) to estimate mean DBH, basal area (total, per tree category [coniferous or deciduous] and per tree species), in the overstory (DBH ≥ 9 cm) and the understory (DBH from 1 to < 9 cm). Mean height of trees and mean age of forest stands (using a Pressler borer to collect a core sample) were assessed on 10 representative tree stems of the overstory (according to species, height and DBH distribution). Mean height of shrubby stems was also measured for 10 representative stems from 1 to < 9 cm in DBH and < 2 m in height. Mean age was used primarily to highlight the variability among sites on a relative basis, as adventitious roots may bias age determination (DesRochers & Gagnon 1997; Parent *et al.* 2000). We counted and identified to species each snag found in the 11.28-m forest survey plots, independently of the decay stage. The volume of woody debris (> 5 cm of diameter) per ha was estimated using Van Wagner's (1968) line intersect method.

Landscape characteristics

Physical attributes of the local landscape were characterized using ArcGIS 8.3 (ESRI 2002). We estimated the shortest distance from each of the 900 experimental plots to the nearest stream, lake, logging edge and forest road. Means of nine shortest distances were calculated to obtain more conservative approximations of landscape characteristics surrounding each large sampling grid. We then calculated proportions of clear-cuts and lakes in circular buffers of 50-, 100-, 250-, 500- and 1,000-m radii, centred on each of the 100 grids, as suggested by Mazerolle & Villard (1999), to consider several spatial scales when determining species' response to landscape characteristics. Such radii were not strictly based on biological considerations as several species with different habitat requirements were considered, but were

primarily chosen to cover a varying range of landscape heterogeneity. In each buffer, the length of edges caused by roads, recent clear-cuts (1-10 years old) and lakes were estimated in m/ha. Both 50- and 100-m radius buffers were excluded from statistical analyses since they exhibited almost no variation; experimental plots were indeed surrounded by mature forest at these scales of residual forest stands generated by mosaic and mega-block logging configuration. Planning sustainable forest management must integrate both local and landscape scales when studying wildlife responses to logging (Villard & Guénette 2005). Variables can differ between the latter scales.

Data analyses

We used the large grids as experimental units as several variables were computed at that level. Means were calculated for the following variables in each of the 100 grids: occurrence of plots with fecal pellets for hare and grouse respectively, occurrence of small rodent species, lateral and vertical cover densities, shortest distance to a stream, lake, logging edge and forest road, and mean length of lake shore, road and cutover edges.

At the species level, habitat use models (hereafter called HUMs) were built via multiple linear regressions with stepwise selection on standardized data (Legendre & Legendre 1998) using 38 independent predictors (see Appendix 1). Such modeling allows us to explore species-habitat relationships on a species-based approach, as suggested by Sallabanks *et al.* (2000) to enhance comprehension of treatment use by censused species. Afterward, using General Linear Models (GLMs), treatments (OM, YM, MB and CO) and sites (as replicates) were included as nested categorical variables to determine their respective effect. Stepwise selection was done for an α

threshold of 0.05 and 0.15 depending on species and on the resulting model composition (McQuarrie & Tsai 1999).

We preferred stepwise model selection rather than information-theoretic model criteria (ITMC; *e.g.* AIC, AIC_c, BIC or SC) as our goal was to highlight species-habitat relationships and to assess the relative importance of landscape and stand structure on variations in abundance for several species (Johnson & Omland 2004; Stephens *et al.* 2005). Stepwise selection can favours surparametrized models but ITMC are also sensitive to such bias (Stephens *et al.* 2005). The dominance of stepwise selection over ITMC (such as AIC) was demonstrated to be efficient and coherent when building explanatory models (see Ludden *et al.* 1994; McQuarrie & Tsai 1999 as examples) (see chapter II for more details). Correlation between predictors was controlled by increasing the tolerance (0.25) of stepwise analyses to exclude highly correlated variables. To ensure that biological significance of predictors was considered into variable selection, we achieved interactive stepwise selection on variables known to have potential influence on censused species (Derksen & Keselman 1992; MacNally 2000).

Of the 27 species frequently found, 15 were censused in sufficient numbers to build HUMs with a condition index < 15 . Such a threshold limits collinearity problems among predictors (SYSTAT Software Inc. 2004). Abundances of these species were compared using GLM when building HUMs, while abundances of the other 12 common species were compared between treatments and sites using two-way ANOVA, or ranked ANOVA (Conover approach) when variance homogeneity and normality were not met (Conover & Iman 1981). For species that were monitored for more than 1 year (hares, grouse and small rodents), a model was constructed for each year and a global model considering mean relative abundances was also built, as annual fluctuations were not relevant with regard to the goals of the present study. We classified the independent variables retained for final modelling *a priori* into

three groups of predictors: landscape, stand structure and PCNMs. Variance partitioning was done for each group using the adjusted R^2 on both separate and grouped sets of predictors with a method designed for non-orthogonal effects (see Borcard *et al.* 1992; Legendre 1993; Legendre & Legendre 1998 for more details). Such partitioning method allowed us to discriminate between pure and shared variation and is commonly used on ecological data (*e.g.* Anderson & Gribble 1998; Økland 2003). Power analyses were conducted on the treatment factor to assess reliability of our results.

At the community level, we calculated species richness and community evenness of birds (all the 43 woodpecker and passerine species censused) using both Shannon and Simpson coefficients, to emphasize first rare (Shannon index; type I heterogeneity) then common species (Simpson index; type II heterogeneity; Krebs 1999). Power analyses were carried out using SAS 8.2 (SAS Institute Inc. 2001), while ANOVAs and GLMs were carried out using SYSTAT 11.0 (SYSTAT Software Inc. 2004).

RESULTS

Species relative abundances vs. logging treatments

We found no statistical differences in relative abundance among the three types of residual stands and the undisturbed CO stands for the 15 species for which HUMs were built (Table 2), nor for the 12 other most common species of birds (Table 3), except when considering the mean model for red-backed vole which exhibited higher abundances in OM and YM than in MB and CO. For Snowshoe Hare and Spruce Grouse, mean models showed no significant differences among treatments as shown

by annual models (Table 2). Strong trends ($p < 0.10$) were nevertheless observed for American Robin (*Turdus migratorius*; lowest in COs), Nashville Warbler (*Vermivora ruficapilla*; lowest in OMs) and Tennessee Warbler (*Vermivora peregrina*; highest in MBs). No statistical difference was observed among replicates (variable SITE nested within TREATMENT) for the majority of the species studied, except for Yellow-bellied Flycatcher (*Empidonax flaviventris*), Tennessee Warbler, Three-toed Woodpecker and Red-eyed Vireo (*Vireo olivaceus*; Table 3). However, statistical power of the comparison of species relative abundances among the four habitat types was low for several species, (power < 0.80 for 25 of the 27 species and power < 0.50 for 23 of the 27 species). Finally, species monitored for several years (hares, voles and grouse) showed marked inter-annual variations in abundance (Table 2).

Habitat use models

HUMs were established for each of the 15 most common species (Snowshoe Hare, Red-backed Vole, Spruce Grouse and 12 passerines; Table 4). Models were all highly significant and explained between 22.3 and 75.7 % of the variation in species relative abundance (Tables 4 and 5). None of these multiple regression models had collinearity problems since all condition indices ranged between 1.84 and 8.48. HUMs highlighted relevant variables for studied species on a species-based approach, conserving between 1 and 12 habitat and landscape predictors depending on species (Table 4).

According to landscape modifications induced by logging, variables retained by HUMs allowed us to establish *a posteriori* three groups of species (Table 4). Species associated to open habitats such as cutover edges and forest roads were Snowshoe Hare, Red-backed Vole, White-throated Sparrow (*Zonotrichia albicollis*), Dark-eyed Junco (*Junco hyemalis*), Yellow-rumped Warbler (*Dendroica coronata*) and Ruby-

crowned Kinglet (*Regulus calendula*), while interior species included Brown Creeper, Swainson's Thrush (*C. undulatus*) and Red-breasted Nuthatch. An intermediate group was composed of Spruce Grouse, Golden-crowned Kinglet (*R. satrapa*), Magnolia Warbler (*D. magnolia*), Hermit Thrush (*Catharus guttatus*), Boreal Chickadee (*Parus hudsonicus*) and Winter Wren. When considering stand structure variables, clustering can be made according to complexity of forest stands, ranging from sparse coniferous stands to dense mixed-wood stands (Table 4). Coniferous associated species were Spruce Grouse, Ruby-crowned and Golden-crowned Kinglets, Hermit Thrush, Dark-eyed Junco, Boreal Chickadee, Red-breasted Nuthatch and Yellow-rumped Warbler. Complex-canopy species were Snowshoe Hare, Red-backed Vole, White-throated Sparrow, Brown Creeper, Swainson's Thrush, Magnolia Warbler and Winter Wren.

Partitioning of the explained variance

For the 15 species for which HUMs were developed, a substantial part of the total variation in abundance was explained [$\text{adj-R}^2 = 49.1 \pm 3.5$ (SE) %; see Table 5]. Most of the explained variance (42.6 ± 4.7 %) was related to structure of the forest stand, while landscape characteristics explained 23.2 ± 4.1 % and PCNM accounted for 10.9 ± 2.8 %. The most important interactions occurred between stand structure and PCNM, while there was no interaction between stand structure variables and landscape characteristics or a triple interaction (Table 5). The size of the effect is proportional to the amplitude of the value.

Forest bird community maximum abundances, species richness and evenness

There was no significant difference among treatments in the maximum abundance of individuals or species per sampling point, but there was large variation

among sites (replicates) within treatment (Table 6). Nevertheless, there was a significant difference in evenness when focussing on rare (Shannon index) or common species (Simpson index). Although the differences appeared to be small, the forest bird community was more even in terms of number of individuals per species in CO sites than in OM and YM sites (Table 6). MBs appeared to be an intermediate condition between mosaics (OMs and YMs) and COs.

DISCUSSION

Relative abundances vs. logging treatments

Numerous studies have reviewed the relative impact of logging on several species and the recovery of wildlife following clear-cutting [see Thompson *et al.* (2003), Ferron & St-Laurent (2005) and Potvin *et al.* (2005) for syntheses]. Few studies, however, have compared the effect of different types of residual forest stands on animal communities (Schieck & Hobson 2000; Ferron & St-Laurent 2005). Because recent studies have recommended use of larger residual stands to maintain large areas of undisturbed interior forest at the landscape scale, such stands have evolved (in Quebec) from narrow and linear forest strips (20- to 100-m wide) to small forest blocks of 20-50 ha, then to larger mosaics of 85-100 ha and subsequently to mega-blocks (MBs) of 250-300 ha. According to our first objective, our results suggest that although mosaics and mega-blocks differ in size (85-100 ha vs. 250-300 ha, respectively), both logging approaches were likely to support abundances of forest birds and small mammals per station that did not differ significantly from those found in control stands. Applied to the SLOSS debate, such results suggest that at the scale of residual forest patches studied (85-300 ha), maintaining a single large or several smaller residual forest patches in a harvested landscape does not affect abundances of the studied species in forest remnants. In a conservation perspective,

this represents an improvement over previous strategies of residual forest configuration such as narrow strips (~ 8-10 ha) or small blocks (20-50 ha), which do not support similar abundances as control stands for Snowshoe Hare (Cusson *et al.* 2001) and some passerines [*e.g.* Nashville and Magnolia Warblers, Ruby-crowned and Golden-crowned Kinglets and Boreal Chickadee; see Darveau *et al.* (1999) and Boulet *et al.* (2003)]. Such results also underline that the important heterogeneity in stand structure and composition observed among sites of a same treatment may have a larger effect than residual forest configuration on species abundances at the forest remnant scale; this heterogeneity has a possible dampening influence on treatment effect. Low statistical power effectively limits the scope of our conclusions.

According to community structure, all treatments (OMs, YMs and MBs) supported as many individuals and species as control sites, suggesting that both mosaics and mega-blocks fulfilled the habitat requirements of censused bird and small mammal species. However, when looking at community evenness, it appeared that only MBs were as even as COs while bird communities of OMs and YMs were more variable. Proportion of edges and recently opened habitats (due to clear-cuts or regenerating stands) was higher in mosaics than in MBs because of a higher perimeter : area ratio. The higher proportion of edges in mosaics may have led to an increase in edge-associated or early-successional species [*e.g.* Northern Flicker (*Colaptes auratus*), Lincoln's Sparrow (*Melospiza lincolnii*)], while a decrease in interior forest could have limited abundance of interior forest species [*e.g.* Black-throated Green Warbler (*D. virens*)]. This phenomenon has already been reported for bird communities in harvested landscapes (Darveau *et al.* 1999; Imbeau *et al.* 1999).

Our second objective focussed on the temporal differences in habitat use by studied species in mosaics of residual forests isolated in 1996 vs. in 2001. We did not find significant differences between abundances for censused species in OMs and YMs, suggesting that the influence of adjacent regenerating cutovers up to 9 years

following logging may be lower than the effects of stand structure variables and landscape characteristics. Again, low statistical power may have masked the matrix effect. However, as studied residual stands had been isolated by clear cutting for at least 2 or 3 years before conducting bird counts, we believe that estimated abundances were not the result of a short-term refuge effect that may be observed shortly following logging (Darveau *et al.* 1995).

Habitat use models (HUMs) and variance partitioning

To address our third objective of identifying which habitat and/or landscape variables are important to species in their habitat use, we built highly significant models. These models explained a considerable part of total variation in abundance with a restricted number of variables (R^2 range from 22.3 to 75.7 %, depending on species). Retained variables described habitat requirements and habitat use at the stand and the landscape scales, in residual and unharvested mature forest stands, according to known ecology and habitat requirements of the censused species. HUMs for terrestrial species (hares, voles, grouses) converged on similar habitat requirements: protection against predation and foraging opportunities, two critical factors for hares (Ferron *et al.* 1998), voles (Ecke *et al.* 2002) and grouse (Potvin *et al.* 2001). HUMs of forest passerines allowed us to cluster them *a posteriori* in groups ranging from open-habitat and/or edge-species to interior forest species, similar to findings of Darveau *et al.* (1999) and Imbeau *et al.* (1999).

Our species-based approach allowed variance partitioning for each of the studied species. Darveau *et al.* (1999) explained an impressive 97 and 99 % of total variation (depending on years) in bird community composition using 35 variables, but with all 18 species considered simultaneously. Titeux *et al.* (2004) also explained 43.9 % of the variation for 103 bird species in Belgium using 59 landscape variables. Cushman

& McGarigal (2004) explained between 33.1 and 41.7 % of total variation for abundance and occurrence, respectively, of 69 species in Oregon using 66 environmental variables. However, all of these studies pooled edge-associated species together with interior species and so cannot discriminate individual species' habitat requirements. Our HUMs used both stand structure and landscape predictors on a species basis. An interesting result of our study was that variance partitioning emphasized the importance of stand structure as the most relevant group of predictors in abundance for the 15 species considered individually. Stand structure was approximately twice as important as landscape characteristics, thus demonstrating that variability in stand structure between study sites was strongly related to variations in abundance for studied species, and supporting the small effect of residual forest configuration (*i.e.* mosaics, mega-blocks and controls). Drapeau *et al.* (2000) obtained similar results in mixed-wood boreal forest; they found that the landscape composition, particularly the proportion of mature forest, influenced bird communities, while landscape configuration had no effect. Cushman & McGarigal (2002) observed that local habitat type had a stronger effect than landscape characteristics when partitioning the variance for 69 pooled bird species.

Finally, the low level of variance related to PCNMs in our HUMs emphasizes the effectiveness of spatial autocorrelation modeling (Borcard & Legendre 2002), although some autocorrelation remained (see significant PCNMs in Table 4).

Limits and scope

It is difficult to use large experimental designs when dealing with such extensive natural variability in stand structure at the spatial scale studied here (85-300 ha). We found consistent and large variation in stand structure among sites (replicates) of a same treatment, underlining that stand structure has a larger influence on species

relative abundances than treatment configuration, and also that treatments did not differ largely according to local habitat characteristics when pooling together heterogeneous replicates (see Table 1). This situation has also been frequently reported in large landscape scale experiments in naturally heterogeneous forest stands (Sallabanks *et al.* 2000; Boulet *et al.* 2003). Considering the important effect of residual stand structure on species abundances for residual forest ranging from 85 to 300 ha, we now suggest that the debate must shift from the size of the forest remnants to their quality (*i.e.* stand structure and composition). Few replications ($n = 5$ per treatment) incurred low statistical power (which varied from 0.07 to 0.99), and could lead to a conclusion that silvicultural treatments did not have an effect when in fact they did (*i.e.* Type II error). However, increasing the number of replicates per treatment was limited by both the annual logging rate and the logistic capacity to monitor populations in a sufficient number of sites to attain the statistical power threshold of 0.80. In a review on bird habitat use in harvested landscapes, Sallabanks *et al.* (2000) reported that only 27 % ($n = 25$) of reviewed studies had more than 4 replicates and that 77 % ($n = 73$) did not examine bird-habitat relationships using multivariate analytical techniques. Although replication was limited, our study used habitat variables to explain species-habitat relationships through HUMs. However, we agree that the convergence of results between similar studies can balance for our weak replication. Measuring only individual abundance (*e.g.* Imbeau *et al.* 1999, Thompson *et al.* 1999) rather than reproductive success (as suggested by Sallabanks *et al.* 2000) during only one season (Maron *et al.* 2005) is another limitation of our study, and our results should be interpreted cautiously. Source-sink dynamics may bias our conclusions, based on abundances, as individuals can be found in habitats that cannot support viable populations without immigration (Pulliam & Danielson 1991). Nevertheless, Bock & Jones (2004) have shown that abundance (or density) is highly correlated with reproductive success (respectively 72 and 85 % in North American and European studies), which support our approach of using abundance as an indicator of bird species response to disturbance.

CONCLUSION

Integrating wildlife conservation and forest management is a major issue for sustainability (Lindenmayer 2003). As we found no significant differences in relative abundances of 27 species of small mammals and birds for logging treatments (OM, YM and MB) and undisturbed mature forest (CO), tested patterns of residual forest should be considered as adequate to maintain studied species in logged landscapes. However, the conservation of residual stands is currently planned for the short term (~15-20 years). In Canada, several provincial regulations allow logging of residual stands when regeneration in adjacent cutovers grows up (see chapter IV). As a result, conservation efforts based on residual forest configuration, quality and quantity, may well be jeopardized if early-successional forests do not reach a suitable condition to support species that require mature stands. Scientists and forest managers have partially resolved the problem of reduced animal populations following harvest, at least for some species, by conserving larger residual forest stands than in the past. Since stand structure accounted for the major part of abundance variations for studied species in mature forest stands, it appears imperative to consider residual forest quality (*i.e.* stand structure) in forest management to optimize wildlife conservation.

ACKNOWLEDGMENTS

We wish to thank L. Imbeau, F. Potvin and D. Gagnon for involvement during the research stages of this project, G. Fontaine for constructive comments and advice during the writing of this paper, and W.J. King for correcting the English. We also thank R. Proulx and A. Caron for cooperation and advice during statistical analyses. Gathering the data would have been impossible without our excellent team of field assistants, technicians and biologists: S. Boudreault, F. Boulianne, M. Boulianne,

G. Fontaine, A. Gilbert and S. Haché. M.-H. St-Laurent acknowledges the Fonds Québécois de Recherche sur la Nature et les Technologies, the Fondation de l'Université du Québec à Montréal, the Université du Québec à Rimouski and the Consortium de Recherche sur la Forêt Boréale Commerciale de l'Université du Québec à Chicoutimi for scholarship funds. This research was supported by a grant from the Action Concertée Fonds Nature et Technologies - FRF - 02 - Programme de Recherche sur la Forêt Boréale et son Écologie au Saguenay – Lac Saint Jean.

LITERATURE CITED

- Anderson, M. J., & N. A. Gribble. 1998. Partitioning the variation among spatial, temporal and environmental components in a multivariate data set. *Australian Journal of Ecology* **23**: 158-167.
- Benz, F. 2000. Effets de coupes en damiers sur l'utilisation de l'habitat par la gélinotte huppée (*Bonasa umbellus*) et le lièvre d'Amérique (*Lepus americanus*) dans la sapinière à bouleau jaune. Mémoire de maîtrise, Université du Québec à Rimouski, Rimouski, 72 p.
- Betts, M. G., G. J. Forbes, A. W. Diamond & P. D. Taylor. 2006. Independent effects of habitat amount and fragmentation on songbirds in a forest mosaic: an organism-based approach. *Ecological Applications* **16**: 1076-1089.
- Bibby, C. J., N. D. Burgess & D. A. Hill. 1992. *Bird Census Techniques*. Academic Press Inc., San Diego, 257 p.
- Blondel, J., C. Ferry & B. Frochot. 1970. Méthode des Indices Ponctuels d'Abondance (IPA) ou des relevés d'avifaune par stations d'écoute. *Alauda* **38**: 55-70.
- Blondel, J., C. Ferry & B. Frochot. 1981. Point counts with unlimited distance. *Studies in Avian Biology* **6**: 414-420.

- Bock, C. E., & Z. F. Jones. 2004. Avian habitat evaluation: should counting birds count? *Frontiers in Ecology and the Environment* **2**: 403-410.
- Borcard, D., & P. Legendre. 2001. SpaceMaker 2 software. University of Montreal, Department of Biological Sciences.
- Borcard, D., & P. Legendre. 2002. All-scale spatial analysis of ecological data by means of principal coordinates of neighbour matrices. *Ecological Modelling* **153**: 51-68.
- Borcard, D., P. Legendre & P. Drapeau. 1992. Partialling out the spatial component of ecological variation. *Ecology* **73**: 1045-1055.
- Boulet, M., M. Darveau & L. Bélanger. 2003. Nest predation and breeding activity of songbirds in riparian and non-riparian black spruce strips of central Quebec. *Canadian Journal of Forest Research* **33**: 922-930.
- Bowman, J., G. Forbes & T. Dilworth. 2000. The spatial scale of variability in small-mammal populations. *Ecography* **23**: 328-334.
- Conover, W. J., & R. L. Iman. 1981. Rank transformation as a bridge parametric and nonparametric statistics. *American Statistician* **35**: 124-132.
- Côté, M., & J. Ferron. 2001. Short-term use of different forest structures by three sciurids species in a clear-cut boreal landscape. *Canadian Journal of Forest Research* **31**: 1805-1815.
- Côté, M., J. Ferron & R. Gagnon. 2003. Impact of seed and seedling predation by small rodents on early regeneration establishment of black spruce. *Canadian Journal of Forest Research* **33**: 2362-2371.
- Cusson, M., M.-H. St-Laurent, J. Ferron & A. Caron. 2001. Utilisation à court terme de trois types de forêt résiduelle par le Lièvre d'Amérique (*Lepus americanus*) en forêt boréale. Rapport technique, Université du Québec à Rimouski, Ministère des Ressources Naturelles du Québec, Société de la faune et des parcs du Québec, Rimouski, 82 p.

- Cushman, S. A., & K. McGarigal. 2002. Hierarchical, multiscale decomposition of species-environment relationships. *Landscape Ecology* **17**: 637-646.
- Cushman, S. A., & K. McGarigal. 2004. Patterns in the species-environment relationship depend on both scale and choice of response variables. *Oikos* **105**: 117-124.
- Darveau, M., P. Beauchesne, L. Bélanger, J. Huot & P. Larue. 1995. Riparian forest strips as habitat for breeding birds in boreal forest. *Journal of Wildlife Management* **59**: 67-78.
- Darveau, M., M. Boulet & L. Bélanger. 1999. Wildlife use of landscapes resulting from different management strategies in the boreal black spruce forest. The Landscape Structure and Biodiversity Project (LSBP): Avian Response. SFM Network Project: Project report 1999-29.
- Derksen, S., & H. J. Keselman. 1992. Backward, forward and stepwise automated subset selection algorithms: frequency of obtaining authentic and noise variables. *British Journal of Mathematical and Statistical Psychology* **45**: 265-282.
- DesRochers, A., & R. Gagnon. 1997. Is ring count at ground level a good estimation of black spruce age? *Canadian Journal of Forest Research* **27**: 1263-1267.
- Drapeau, P., A. Leduc, J.-F. Giroux, J.-P. L. Savard, Y. Bergeron & W. L. Vickery. 2000. Landscape-scale disturbances and changes in bird communities of boreal mixed-wood forests. *Ecological Monographs* **70**: 423-444.
- Ecke, F., O. Löfgren & D. Sörlin. 2002. Population dynamics of small mammals in relation to forest age and structural habitat factor in northern Sweden. *Journal of Applied Ecology* **39**: 781-792.
- ESRI. 2002. ArcGIS 8.3. Environment System Research Institute Inc. Redlands, California, USA.
- Fahrig, L. 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Reviews of Ecology and Evolution Systematic* **34**: 487-515.

- Ferron, J., & M.-H. St-Laurent. 2005. Importance de la forêt résiduelle pour conserver les communautés fauniques dans des paysages boréaux perturbés par la coupe forestière. *VertigO* 6: 8 p.
- Ferron, J., F. Potvin & C. Dussault. 1998. Short-term effects of logging on snowshoe hares in the boreal forest. *Canadian Journal of Forest Research* 28: 1335-1343.
- Franklin, J. F. 1993. Preserving biodiversity: species, ecosystems or landscapes? *Ecological Applications* 3: 202-205.
- Goggans, R., R. D. Dixon & C. L. Seminara. 1989. Habitat use by three-toed and black-backed woodpeckers, Deschutes National Forest, Oregon. Oregon Department of Fish and Wildlife, Nongame Wildlife Program, USDA Forest Service, Technical Report 87-3-02.
- Haila, Y. 1999. Islands and fragments. Pages 234-264 *In* Maintaining Biodiversity in Forest Ecosystems. M.L. Hunter Jr. (Ed.). Cambridge University Press, Cambridge, 698 p.
- Huggard, D. J. 2003. Use of habitat features, edges and harvest treatments by spruce grouse in subalpine forest. *Forest Ecology and Management* 175: 531-544.
- Imbeau, L., J.-P. L. Savard & R. Gagnon. 1999. Comparing bird assemblages in successional black spruce stands originating from fire and logging. *Canadian Journal of Zoology* 77: 1850-1860.
- Jarvinen, O. 1982. Conservation of endangered plant populations: single large or several small reserves? *Oikos* 38: 301-307.
- Johnson, J. B., & K. S. Omland. 2004. Model selection in ecology and evolution. *Trends in Ecology and Evolution* 19: 101-108.
- Krebs, C. J. 1999. *Ecological Methodology*, 2nd edition. Benjamin/Cummings, Menlo Park, California, 620 p.

- Krebs, C. J., R. Boonstra, V. Nams, M. O'Donoghue, K. E. Hodges & S. Boutin. 2001. Estimating snowshoe hare population density from pellet plots: a further evaluation. *Canadian Journal of Zoology* **79**: 1-4.
- Legendre, P. 1993. Spatial autocorrelation: trouble or new paradigm? *Ecology* **74**: 1659-1673.
- Legendre, P., & L. Legendre. 1998. *Numerical Ecology*, 2nd English edition. Elsevier Science BV, Amsterdam, xv + 853 p.
- Lindemayer, D. B. 2003. Integrating wildlife conservation and wood production in Victorian montane ash forests. Pages 47-72 *In Towards Forest Sustainability*. D. B. Lindenmayer & J. F. Franklin (Eds.). Island Press. Washington. 1039 p.
- Ludden, T. M., S. L. Beal & L. B. Sheiner. 1994. Comparison of the Akaike Information Criterion, the Schwarz Criterion and the F test as guides to model selection. *Journal of Pharmacokinetics and Biopharmaceutics* **22**: 431-445.
- Lupien, G. 2002. Recueil photographique des caractéristiques morphologiques servant à l'identification des micromammifères du Québec. Volumes I et II. Société de la Faune et des Parcs du Québec, Jonquière, 23 and 26 p.
- MacKenzie, D. I. 2005. What are the issues with presence-absence data for wildlife managers? *Journal of Wildlife Management* **69**: 849-860.
- MacNally, R. 2000. Regression and model-building in conservation biology, biogeography and ecology: The distinction between – and reconciliation of – ‘predictive’ and ‘explanatory’ models. *Biodiversity and Conservation* **9**: 655-671.
- Maron, M., A. Lill, D. M. Watson & R. MacNally. 2005. Temporal variation in bird assemblages: How representative is a one-year snap-shot? *Austral Ecology* **30**: 383-394.
- Mazerolle, M. J., & M.-A. Villard. 1999. Patch characteristics and landscape context as predictors of species presence and abundance: a review. *Écoscience* **6**: 117-124.

- McQuarrie, A., & C.-L. Tsai. 1999. Model selection in orthogonal regression. *Statistics & Probability Letters* **45**: 341-349.
- Murray, D. L., J. D. Roth, E. Ellsworth, A. J. Wirsing & T. D. Steury. 2002. Estimating low-density snowshoe hare populations using fecal pellet counts. *Canadian Journal of Zoology* **80**: 771-781.
- Nelson, L., Jr., & F. W. Clark. 1973. Correction for sprung traps in catch/effort calculations of trapping results. *Journal of Mammalogy* **54**: 295-298.
- Nudds, T. D. 1977. Quantifying the vegetative structure of wildlife cover. *Wildlife Society Bulletin* **5**: 113-117.
- Økland, R. H. 2003. Partitioning the variation in a plot-by-species data matrix that is related to n sets of explanatory variables. *Journal of Vegetation Science* **14**: 693-700.
- Östlund, L., O. Zackrisson & A.-L. Axelsson. 1997. The history and transformation of a Scandinavian boreal forest landscape since the 19th century. *Canadian Journal of Forest Research* **27**: 1198-1206.
- Parent, S., H. Morin & C. Messier. 2000. Effects of adventitious roots on age determination in Balsam fir (*Abies balsamea*) regeneration. *Canadian Journal of Forest Research* **30**: 513-518.
- Potvin, F., & N. Bertrand. 2004. Leaving forest strips in large clearcut landscapes of boreal forest: a management scenario suitable for wildlife? *Forestry Chronicle* **80**: 44-53.
- Potvin, F., R. Courtois, C. Girard & J.-B. Strobil. 2001. Fréquentation par le tétras du Canada de la forêt résiduelle dans de grandes aires de coupe. *Société de la Faune et des Parcs du Québec*, Direction de la Recherche sur la Faune, Québec, 48 p.
- Potvin, F., L. Breton & R. Courtois. 2005. Response of beaver, moose, and snowshoe hare to clear-cutting in a Quebec boreal forest: a reassessment 10 years after cut. *Canadian Journal of Forest Research* **35**: 151-160.

- Pulliam, R. H., & B. J. Danielson. 1991. Sources, sinks, and habitat selection: a landscape perspective on population dynamics. *American Naturalist* **137**: S50-S66.
- Quebec Government, 2003. Regulation respecting standards of forest management for forests in the public domain. Ministry of Natural Resources, Quebec, 36 p.
- Ricketts, T. H. 2001. The matrix matters: effective isolation in fragmented landscapes. *American Naturalist* **158**: 87-99.
- Ruel, J.-C., D. Pin & K. Cooper. 2001. Windthrow in riparian buffer strips: effects of wind exposure, thinning and strip width. *Forest Ecology and Management* **143**: 105-113.
- SAS Institute Inc. 2001. *SAS/STAT User's Guide*, Version 8.2, Sixth Edition, Volume 2, SAS Institute Inc. Cary, NC, 846 p.
- Sallabanks, R., E. B. Arnett & J. M. Marzluff. 2000. An evaluation of research on the effects of timber harvest on bird populations. *Wildlife Society Bulletin* **28**: 1144-1155.
- Schieck, J., & K. A. Hobson. 2000. Bird communities associated with live residual tree patches within cut blocks and burned habitat in mixedwood boreal forests. *Canadian Journal of Forest Research* **30**: 1281-1295.
- Stanley, T. R., & J. A. Royle. 2005. Estimating site occupancy and abundance using indirect detection indices. *Journal of Wildlife Management* **69**: 874-883.
- Stephens, P. A., S. W. Burkirk, G. D. Hayward & C. Martínez Del Rio. 2005. Information theory and hypothesis testing: a call for pluralism. *Journal of Applied Ecology* **42**: 4-12.
- SYSTAT Software Inc. 2004. SYSTAT 11.0 Statistical Software. Point Richmond, California, USA.
- Thompson, I. D., Hagan, H. A., and Montevecchi, W. A. 1999. Avian communities of mature balsam fir forests in Newfoundland: age-dependence and implications for timber harvesting. *Condor* **101**: 311-323.

- Thompson, I. D., J. A. Baker & M. Ter-Mikaelian. 2003. A review of the long-term effects of post-harvest silviculture on vertebrate wildlife, and predictive models, with an emphasis on boreal forests in Ontario, Canada. *Forest Ecology and Management* **177**: 441-469.
- Titeux, N., M. Dufrêne, J.-P. Jacob, M. Paquay & P. Defourny. 2004. Multivariate analysis of a fine-scale breeding bird atlas using a geographical information system and partial canonical correspondence analysis: environmental and spatial effects. *Journal of Biogeography* **31**: 1841-1856.
- Van Wagner, C. E. 1968. The line intersect method in forest fuel sampling. *Forest Science* **14**: 20-26.
- Villard, M.-A., & J.-S. Guénette. 2005. Les oiseaux forestiers montrent-ils la même sensibilité à l'exploitation forestière aux échelles du peuplement et du paysage? *VertigO* **6**: 5 p.

Table 1. Comparisons of means (± 1 SE) of principal stand structure variables between treatments (OM, YM, MB) and control (CO).

Variable (abbreviation)	Mean \pm SE			
	OM	YM	MB	CO
Stand age (years) _(AGE)	122.4 \pm 8.4	118.2 \pm 12.8	87.5 \pm 8.7	111.6 \pm 13.5
Diameter (cm) at breast height _(DBH)	17.0 \pm 0.5	14.5 \pm 0.7	15.1 \pm 0.8	16.6 \pm 0.8
Height (m) of arborescent stems _(AHEIG)	14.0 \pm 0.6	11.6 \pm 0.6	13.3 \pm 1.1	14.2 \pm 0.3
Height (m) of shrubby stems _(SHEIG)	1.10 \pm 0.01	1.19 \pm 0.06	0.98 \pm 0.05	1.00 \pm 0.03
Lateral cover (%) 0-200 cm _(LCOV_150-200)	79.2 \pm 4.2	77.4 \pm 2.9	79.1 \pm 4.3	70.6 \pm 1.1
Vertical cover (%) at 1 m _(VCOV1)	45.1 \pm 3.0	38.4 \pm 2.7	45.4 \pm 4.7	40.1 \pm 3.0
Snag density _(SNAGS)	12.2 \pm 1.3	9.5 \pm 1.3	12.5 \pm 1.4	10.9 \pm 2.0
Volume of woody debris _(WDEB)	60.4 \pm 11.6	47.7 \pm 10.3	66.5 \pm 9.1	47.6 \pm 5.7
Basal area (m ² /ha)				
Total _(TOT_BA)	24.74 \pm 1.06	20.71 \pm 0.97	25.32 \pm 3.18	21.82 \pm 1.78
Coniferous _(CON_BA)	23.26 \pm 1.09	19.69 \pm 0.97	21.02 \pm 3.10	21.25 \pm 1.58
Deciduous _(DEC_BA)	1.48 \pm 0.99	1.02 \pm 0.84	4.29 \pm 0.98	0.57 \pm 0.22
Balsam fir _(Bfir_BA)	7.37 \pm 2.51	5.26 \pm 1.54	2.94 \pm 1.53	4.26 \pm 1.19
Black spruce _(Bspr_BA)	15.89 \pm 2.45	14.39 \pm 1.50	17.61 \pm 4.09	16.83 \pm 0.72
Stem density (no./ha)				
Total _(TOT_ST)	12,320 \pm 1,784	8,839 \pm 1,209	13,517 \pm 3,901	10,503 \pm 1,013
Coniferous _(CON_ST)	11,631 \pm 1,724	8,105 \pm 1,308	9,182 \pm 3,533	8,636 \pm 978
Deciduous _(DEC_ST)	689 \pm 163	731 \pm 420	1,331 \pm 409	1,864 \pm 279
Balsam fir _(Bfir_ST)	7,441 \pm 2,207	3,369 \pm 1,346	3,816 \pm 1,660	3,384 \pm 972

Table 1. (continued)

Variable <small>(abbreviation)</small>	OM	YM	MB	CO
Stem density (no./ha)				
Black spruce <small>(Bspr_ST)</small>	4,190 ± 950	4,730 ± 343	6,342 ± 2,493	5,227 ± 692
White birch <small>(Wbir_ST)</small>	385 ± 120	225 ± 94	657 ± 262	124 ± 33
Stem density (no./ha) in the 0-2 m strata				
Total <small>(TOT_HE)</small>	116.5 ± 28.2	189.0 ± 39.6	172.4 ± 45.8	188.3 ± 29.9
Sheep laurel <small>(Slau_HE)</small>	25.7 ± 4.7	62.8 ± 13.7	68.8 ± 19.7	34.8 ± 18.7
Blueberries spp. <small>(Blue_HE)</small>	32.2 ± 11.4	31.1 ± 10.1	47.7 ± 16.3	76.8 ± 18.0

Table 2. Comparison of mean occurrence or abundance of the 15 species for which general linear models (GLMs) were carried out including the four groups of predictors: Logging treatment, Stand structure, Landscape and PCNM. Passerine models were based on surveys conducted in 2004.

Species	Year	Mean occurrence or abundance by treatment ¹ ± SE				Treatment		Power	Site (Treatment)	
		OM	YM	MB	CO	F _(df)	p		F _(df)	p
Snowshoe Hare ²	2002	10.7 ± 2.9	9.8 ± 3.6	NA ⁴	11.6 ± 3.4	1.36 ₍₂₎	0.293	0.183	0.73 ₍₁₂₎	0.717
	2003	9.8 ± 2.2	15.6 ± 5.2	11.6 ± 5.3	8.0 ± 3.8	0.33 ₍₃₎	0.802	0.082	0.65 ₍₁₆₎	0.833
	2004	26.2 ± 6.1	27.6 ± 8.0	15.6 ± 7.0	21.8 ± 7.1	0.27 ₍₃₎	0.850	0.084	0.87 ₍₁₆₎	0.602
	Mean	15.6 ± 3.7	17.6 ± 4.9	13.6 ± 6.1	13.8 ± 4.6	0.96 ₍₃₎	0.353		1.06 ₍₁₆₎	0.441
Spruce Grouse ²	2002	4.4 ± 1.4	3.1 ± 1.7	NA ⁴	2.2 ± 0.7	1.49 ₍₂₎	0.264	0.255	0.99 ₍₁₆₎	0.473
	2003	8.4 ± 2.5	7.1 ± 1.9	3.6 ± 1.5	5.8 ± 1.8	0.62 ₍₃₎	0.611	0.091	0.44 ₍₁₆₎	0.966
	2004	12.9 ± 1.6	10.7 ± 2.4	7.1 ± 1.9	12.4 ± 2.5	0.13 ₍₃₎	0.941	0.066	0.86 ₍₁₆₎	0.620
	Mean	8.6 ± 1.5	7.0 ± 1.7	5.3 ± 1.1	6.8 ± 1.0	1.90 ₍₃₎	0.187		0.95 ₍₁₆₎	0.516
Red-backed	2003	32.0 ± 2.5	29.6 ± 5.3	14.9 ± 4.9	10.7 ± 3.8	0.32 ₍₃₎	0.813	0.069	0.42 ₍₁₆₎	0.973
Vole ³	2004	18.0 ± 4.2	9.6 ± 1.7	5.3 ± 2.1	8.4 ± 2.6	2.46 ₍₃₎	0.100	0.619	1.28 ₍₁₆₎	0.238
	Mean	25.0 ± 2.9	19.6 ± 2.8	10.1 ± 3.1	9.6 ± 2.3	6.77 ₍₃₎	0.009		0.70 ₍₁₆₎	0.764
Boreal Chickadee		1.07 ± 0.46	0.46 ± 0.37	0.33 ± 0.28	0.53 ± 0.37	0.40 ₍₃₎	0.756	0.110	0.98 ₍₁₆₎	0.501
Brown Creeper		0.67 ± 0.47	0.60 ± 0.29	0.60 ± 0.29	0.67 ± 0.36	0.32 ₍₃₎	0.815	0.088	0.81 ₍₁₆₎	0.666
Dark-eyed Junco		1.87 ± 0.43	1.07 ± 0.26	1.07 ± 0.51	1.27 ± 0.41	0.25 ₍₃₎	0.857	0.080	0.79 ₍₁₆₎	0.685
Golden-crowned Kinglet		0.33 ± 0.28	0.40 ± 0.43	0.53 ± 0.37	0.40 ± 0.37	1.02 ₍₃₎	0.408	0.259	1.16 ₍₁₆₎	0.358
Hermit Thrush		0.53 ± 0.30	0.60 ± 0.37	0.93 ± 0.34	0.80 ± 0.39	0.48 ₍₃₎	0.700	0.087	0.51 ₍₁₆₎	0.916

Table 2. (continued)

Species	Mean occurrence or abundance by treatment ¹ ± SE				Treatment		Power	Site (Treatment)	
	OM	YM	MB	CO	F _(df)	p		F _(df)	p
Magnolia Warbler	0.27 ± 0.26	0.60 ± 0.37	1.07 ± 0.67	0.47 ± 0.37	0.81 ₍₃₎	0.505	0.284	1.62 ₍₁₆₎	0.127
Red-breasted Nuthatch	1.33 ± 0.28	1.07 ± 0.55	0.47 ± 0.30	0.80 ± 0.39	0.32 ₍₃₎	0.811	0.086	0.76 ₍₁₆₎	0.712
Ruby-crowned Kinglet	2.13 ± 0.37	2.80 ± 0.59	1.27 ± 0.26	1.13 ± 0.37	0.50 ₍₃₎	0.688	0.074	0.33 ₍₁₆₎	0.990
Swainson's Thrush	0.00 ± 0.00	0.13 ± 0.20	0.60 ± 0.48	0.47 ± 0.37	1.65 ₍₃₎	0.218	0.253	0.62 ₍₁₆₎	0.640
White-throated Sparrow	2.00 ± 0.53	1.93 ± 0.51	1.87 ± 0.78	1.00 ± 0.38	0.19 ₍₃₎	0.901	0.075	0.90 ₍₁₆₎	0.581
Winter Wren	1.20 ± 0.45	0.80 ± 0.32	1.33 ± 0.42	1.27 ± 0.51	1.27 ₍₃₎	0.318	0.208	0.73 ₍₁₆₎	0.743
Yellow-rumped Warbler	1.33 ± 0.52	2.13 ± 0.53	1.00 ± 0.44	1.07 ± 0.55	0.76 ₍₃₎	0.531	0.097	0.40 ₍₁₆₎	0.968

¹ OM: old mosaic; YM: young mosaic; MB: mega-block; CO: control. ² Occurrence of fecal pellets per site (per 45 plots).

³ Occurrence of capture per site (per 100 trap-nights). ⁴ Mega-blocks were not available in 2002.

Table 3. Effect of logging treatments on mean abundance of the 12 common species for which we were unable to carry out HUMs using GLM. Abundances were compared using two-way ANOVA or ranked ANOVA based on data collected in 2004 only.

Species	Mean abundance by treatment \pm SE				Treatment		Power	Site (Treatment)	
	OM	YM	MB	CO	F _(df)	p		F _(df)	p
American Robin	0.27 \pm 0.26	0.27 \pm 0.26	0.33 \pm 0.28	0.00 \pm 0.00	2.81 ₍₃₎	0.073	0.377	0.64 ₍₁₆₎	0.835
Black-backed Woodpecker	0.20 \pm 0.24	0.60 \pm 0.43	0.20 \pm 0.24	0.07 \pm 0.15	2.40 ₍₃₎	0.106	0.732	1.67 ₍₁₆₎	0.095
Black-throated Green Warbler	0.00 \pm 0.00	0.07 \pm 0.15	0.33 \pm 0.36	0.20 \pm 0.24	1.97 ₍₃₎	0.160	0.453	1.11 ₍₁₆₎	0.378
Cedar Waxwing	0.13 \pm 0.20	0.33 \pm 0.28	0.40 \pm 0.29	0.53 \pm 0.30	1.79 ₍₃₎	0.190	0.403	1.08 ₍₁₆₎	0.407
Fox Sparrow	0.07 \pm 0.15	0.13 \pm 0.30	0.00 \pm 0.00	0.00 \pm 0.00	0.73 ₍₃₎	0.547	0.172	1.00 ₍₁₆₎	0.476
Gray Jay	0.27 \pm 0.26	0.67 \pm 0.56	0.87 \pm 0.61	0.40 \pm 0.48	1.11 ₍₃₎	0.374	0.354	1.50 ₍₁₆₎	0.148
Nashville Warbler	0.00 \pm 0.00	0.40 \pm 0.29	0.60 \pm 0.53	0.13 \pm 0.20	2.77 ₍₃₎	0.076	0.739	1.47 ₍₁₆₎	0.160
Pine Siskin	0.33 \pm 0.47	0.00 \pm 0.00	0.00 \pm 0.00	0.33 \pm 0.36	1.90 ₍₃₎	0.170	0.460	1.17 ₍₁₆₎	0.334
Red-eyed Vireo	0.00 \pm 0.00	0.00 \pm 0.00	0.47 \pm 0.43	0.07 \pm 0.15	1.81 ₍₃₎	0.185	0.999	8.33 ₍₁₆₎	<0.001
Tennessee Warbler	0.13 \pm 0.20	0.00 \pm 0.00	0.47 \pm 0.43	0.00 \pm 0.00	2.82 ₍₃₎	0.072	0.864	1.94 ₍₁₆₎	0.046
Three-toed Woodpecker	0.20 \pm 0.24	0.27 \pm 0.26	0.13 \pm 0.20	0.33 \pm 0.28	0.31 ₍₃₎	0.818	0.213	3.07 ₍₁₆₎	0.002
Yellow-bellied Flycatcher	0.27 \pm 0.34	0.67 \pm 0.36	0.33 \pm 0.28	0.47 \pm 0.30	0.93 ₍₃₎	0.447	0.418	2.14 ₍₁₆₎	0.026

Table 4. Habitat use models (HUMs) obtained by multiple regressions for 15 species following stepwise selection under a tolerance of 0.25. Only variables having a significant effect on the model are included. See Appendix 1 for variable abbreviations and appendix 2 for plant species abbreviations.

Species	Year	Model	F _(df)	p	R ²
Snowshoe	2002	-0.30*AGE - 0.23*Alder_ST + 0.29*Wbir_ST - 0.27*PCNM_11	4.94 ₍₆₄₎	< 0.001	0.436
Hare	2003	-0.29*SLOPE - 0.25*AGE - 0.36*Bfir_ST + 0.53*Bfir_BA - 0.71*PCNM_13	6.61 ₍₈₇₎	< 0.001	0.477
	2004	-0.21*D_ROAD + 0.25*D_LAKE - 0.16*DBH - 0.28*TOT_ST + 0.46*Bfir_BA - 0.27*TOT_HE	9.71 ₍₈₈₎	< 0.001	0.548
	Mean	-0.29*D_ROAD + 0.19*D_LAKE - 0.20*SLOPE - 0.32*TOT_ST + 0.21*Wbir_ST + 0.46*Bfir_BA	8.269 ₍₈₄₎	< 0.001	0.596
Spruce Grouse	2002	0.44*D_LAKE + 0.28*PLAKE_1000 + 0.43*E-ROAD_500 + 0.21*VCOV2 + 0.47*CON_ST + 0.33*June_ST - 0.30*Wbir_HE + 0.21*PCNM_6 + 0.22*PCNM_7 + 0.24*PCNM_9	6.15 ₍₆₀₎	< 0.001	0.552
	2003	0.22*D_CUT + 0.28*E-LAKE_1000 + 0.23*LCOV_50-100 + 0.28*Bfir_BA - 0.42*TOT_HE - 0.29*Wbir_HE + 0.23*Bspr_HE + 0.26*PCNM_9	4.32 ₍₈₄₎	< 0.001	0.436
	2004	-0.29*TOT_HE + 0.21*PCNM_16	3.75 ₍₉₁₎	0.001	0.248
	Mean	- 0.36*PFOR_1000 - 0.35*AGE - 0.27*DEC_BA + 0.24*PCNM_9	4.66 ₍₉₁₎	< 0.001	0.290

Table 4. (continued)

Species	Year	Model	F _(df)	p	R ²
Red-backed Vole	2003	0.35*E-CUT_500 + 0.19*SNAGS + 0.30*AGE + 0.24*LCOV_150-200 - 0.20*DEC_BA + 0.19*June_BA + 0.26*Alder_BA + 0.21*Leat_HE - 0.16*PCNM_2 + 0.14*PCNM_6 - 0.16*PCNM_12	9.15 ₍₄₄₎	< 0.001	0.733
	2004	0.18*E-LAKE_1000 + 0.29*E-CUT_1000 - 0.189*SLOPE + 0.26*LCOV_100-150 - 0.28*TOT_BA + 0.38*DEC_ST - 0.51*DEC_BA + 0.20*June_HE - 0.18*Bspr_HE + 0.25*Bfir_HE + 0.18*PCNM_4 + 0.20*PCNM_12	8.62 ₍₇₈₎	< 0.001	0.699
	Mean	0.27*E-CUT_500 + 0.19*AGE + 0.32*LCOV_100-150 - 0.36*DEC_BA + 0.23*June_BA + 0.26*Alnus_BA - 0.21*Bspr_BA - 0.30*TOT_HE + 0.19*Swla_HE	13.35 ₍₈₄₎	< 0.001	0.704
Boreal Chickadee		-0.62*D_LAKE - 0.40*PLAKE_500 - 0.25*TOT_ST + 0.29*PCNM_7	4.31 ₍₅₀₎	< 0.001	0.437
Brown Creeper		0.34*D_ROAD + 0.31*E-CUT_250 + 0.25*PCNM_6	3.94 ₍₅₅₎	0.007	0.223
Dark-eyed Junco		0.30*E-CUT_500 - 0.34*Wbir_ST + 0.27*Will_ST + 0.28*PCNM_7	5.53 ₍₄₉₎	< 0.001	0.530
Golden-crowned Kinglet		-0.60*PLAKE_500 + 0.51*E-LAKE_250 + 0.30*SNAGS - 0.39*LCOV_150-200 + 0.25*June_ST - 0.46*Alder_ST + 0.27*Alder_HE	5.31 ₍₄₅₎	< 0.001	0.623
Hermit Thrush		-0.20*E-LAKE_1000 - 0.25*VCOV1 + 0.53*June_BA - 0.41*June_HE + 0.23*Leat_HE	6.30 ₍₄₅₎	< 0.001	0.662
Magnolia Warbler		0.38*WDEB + 0.30*Wbir_BA + 0.18*Will_HE - 0.22*PCNM_2 + 0.25*PCNM_3	10.35 ₍₄₈₎	< 0.001	0.703

Table 4. (continued)

Species	Model	F _(df)	p	R ²
Red-breasted Nuthatch	0.59*D_CUT + 0.39*D_ROAD - 0.32*PLAKE_250 + 0.32*E-ROAD_500	6.63 ₍₄₈₎	< 0.001	0.603
Ruby-crowned Kinglet	0.47*PCUT_250 + 0.55*PCNM_1 - 0.20*PCNM_7	11.56 ₍₅₁₎	< 0.001	0.645
Swainson's Thrush	-0.62*E-CUT_1000 + 0.26*LCOV_150-200 - 0.18*Wbir_ST + 0.41*Amou_BA + 0.37*PCNM_3 + 0.26*PCNM_6 + 0.30*PCNM_11	8.93 ₍₄₆₎	< 0.001	0.716
White-throated Sparrow	-0.61*D_ROAD - 0.33*E-LAKE_250 + 0.46*SHEIG + 0.66*AGE + 0.22*June_BA + 0.35*Alder_HE - 0.35*Bspr_HE - 0.56*Ltea_HE + 0.22*Clou_HE	9.36 ₍₄₅₎	< 0.001	0.744
Winter Wren	-0.24*SLOPE + 0.49*PLAKE_500 - 0.41*E-LAKE_250 - 0.21*SNAGS + 0.29*AHEIG + 0.24*VCOV1 - 0.40*TOT_BA + 0.31*June_HE - 0.38*Leat_HE + 0.24*Clou_HE - 0.40*Ltea_HE + 0.19*Amou_HE	9.15 ₍₄₄₎	< 0.001	0.757
Yellow-rumped Warbler	-0.41*D_ROAD + 0.44*DBH + 0.45*LCOV_100*150 - 0.26*Alder_HE + 0.33*Clou_HE	6.19 ₍₄₂₎	< 0.001	0.715

Table 5. Variance partitioning between the three groups of predictors (LAND=landscape characteristics; STR=stand structure; PCNM) for the 15 most common species according to habitat use models. All presented values refer to the percentage of adjusted R² explained by each group of predictors and by their intersections (doubles and triple) (Legendre & Legendre 1998).

Species	Year	Adj. R ²	LAND	STR	PCNM	LAND* STR	LAND* PCNM	STR* PCNM	LAND*STR *PCNM
Snowshoe Hare	2002	34.7	2.3	54.2	13.8	11.0	4.9	3.2	10.7
	2003	40.5	20.0	52.8	6.4	-12.1	6.9	24.0	2.0
	2004	49.2	22.8	58.3	-0.8	1.2	-0.4	21.5	-2.6
	<i>Mean</i>	52.4	13.8	54.3	0.0	3.1	0.1	26.7	1.9
Spruce Grouse	2002	46.2	43.5	25.3	26.6	-18.4	-16.5	46.8	-7.4
	2003	33.5	19.4	47.2	13.1	-13.1	10.1	28.7	-5.4
	2004	18.2	-	29.1	45.1	-	-	25.8	-
	<i>Mean</i>	22.8	15.5	60.0	23.3	-9.7	2.1	7.4	1.5
Red-backed Vole	2003	66.6	4.7	27.3	9.5	4.7	25.8	16.2	11.9
	2004	61.8	8.3	51.9	6.6	3.6	9.1	22.3	-1.8
	<i>Mean</i>	65.2	3.9	37.3	2.5	7.7	16.3	19.0	13.4
Boreal Chickadee		33.5	50.7	19.7	28.4	-14.9	3.9	22.4	-10.1
Brown Creeper		16.6	50.6	-	-	-	28.3	21.1	-
Dark-eyed Junco		43.4	24.9	40.8	9.9	-9.9	23.0	9.0	2.3
Golden-crowned Kinglet		50.6	30.4	77.1	1.6	-20.2	9.3	2.6	-0.8
Hermit Thrush		55.7	5.6	54.0	4.5	0.4	2.3	28.7	4.5

Table 5. (continued)

Species	Adj. R ²	LAND	STR	PCNM	LAND* STR	LAND* PCNM	STR* PCNM	LAND*STR *PCNM
Magnolia Warbler	63.5	-	39.4	10.4	-	-	50.2	-
Red-breasted Nuthatch	51.2	55.3	3.3	0.8	-4.7	20.5	11.5	13.3
Ruby-crowned Kinglet	58.9	8.5	2.4	7.8	-2.4	78.1	4.2	1.4
Swainson's Thrush	63.6	11.6	39.0	21.4	-15.9	50.0	4.1	-10.2
White-throated Sparrow	66.5	37.4	65.0	-2.0	-27.5	7.5	18.0	1.5
Winter Wren	67.4	9.1	68.4	0.1	4.6	21.8	14.5	-18.5
Yellow-rumped Warbler	59.9	12.7	54.4	3.0	-15.4	37.4	11.7	-3.8
Mean ± SE ¹	49.1 ± 3.5	23.2 ± 4.1	42.6 ± 4.7	10.9 ± 2.8	-7.6 ± 2.6	17.9 ± 5.1	19.3 ± 2.9	-0.8 ± 2.0

¹ Mean proportions of variance explained by each group of predictor do not consider values obtained for mean models (in italic).

Table 6. Comparison of mean maximal abundance of birds, species richness and community evenness among three treatments (OM, YM, MB) and controls (CO)¹, using nested two-way ANOVA or ranked ANOVA. Means exhibiting different letters are significantly different following a Bonferroni *post-hoc* test.

Variable	OM	YM	MB	CO	Variable	F-ratio	P
Mean maximal abundance ± SE ²	15.47 ± 0.85	16.93 ± 0.96	15.87 ± 2.60	13.13 ± 1.28	Treatment	1.02	0.40
					Site (Treatment)	2.92	< 0.01
Species richness ± SE	10.53 ± 0.58	11.53 ± 0.44	11.60 ± 1.81	10.73 ± 0.94	Treatment	0.25	0.88
					Site (Treatment)	3.87	< 0.001
Shannon evenness ± SD	0.96 ± 0.01 ^a	0.96 ± 0.01 ^a	0.97 ± 0.02 ^{ab}	0.98 ± 0.03 ^b	Treatment	5.90	< 0.01
					Site (Treatment)	1.08	0.41
Simpson evenness ± SD	0.83 ± 0.01 ^a	0.80 ± 0.01 ^a	0.84 ± 0.01 ^{ab}	0.90 ± 0.02 ^b	Treatment	8.74	0.001
					Site (Treatment)	0.69	0.79

¹ OM: old mosaic; YM: young mosaic; MB: mega-block; CO: control.

² As calculated for forest birds only, excluding spruce grouse.

Appendix 1. Variables used for multiple stepwise regressions classified into four groups of predictors: Logging treatment, Stand structure, Landscape and PCNM.

Predictors	Variable name and measurement units	Abbreviation
Treatment	Treatment	TREAT
	Site nested within Treatment	SITE
Stand structure	Slope (%)	SLOPE
	Volume of woody debris (m ³ /ha)	WDEB
	Number of snags per ha	SNAGS
	Mean DBH of tree stems (cm)	DBH
	Mean height of arborescent stems (m)	AHEIG
	Mean height of shrubby stems (m)	SHEIG
	Mean age of arborescent stems (years)	AGE
	Mean lateral cover at 0-50 cm above ground (%)	LCOV_0-50
	Mean lateral cover at 50-100 cm above ground (%)	LCOV_50-100
	Mean lateral cover at 100-150 cm above ground (%)	LCOV_100-150
	Mean lateral cover at 150-200 cm above ground (%)	LCOV_150-200
	Mean lateral cover at 0-200 cm above ground (%)	MLCOV
	Vertical cover at 1 m above ground (%)	VCOV1
	Vertical cover at 2 m above ground (%)	VCOV2
	Total number of stems (nb/ha)	TOT_ST
	Number of coniferous stems (nb/ha)	CON_ST
	Number of deciduous stems (nb/ha)	DEC_ST
	Number of stems of species <i>x</i> (nb/ha) *	<i>Species_ST</i> *
	Total basal area (m ² /ha)	TOT_BA
	Basal area in coniferous species (m ² /ha)	CON_BA
	Basal area in deciduous species (m ² /ha)	DEC_BA
	Basal area in species <i>x</i> (m ² /ha) *	<i>Species_BA</i> *
	Total number of stems in the 0-2 m strata (nb/ha)	TOT_HE
	Number of stems of species <i>x</i> in the 0-2 m strata (nb/ha)*	<i>Species_HE</i> *
Landscape	Mean distance to closest cutover (m)	D_CUT
	Mean distance to closest forest road (m)	D_ROAD
	Mean distance to closest main forest road (m)	D_MAIN
	Mean distance to closest lake (m)	D_LAKE
	Mean distance to closest stream (m)	D_STREAM
	Proportion of lakes in 250m, 500m, 1000m radii (%)	PLAKE_Radius
	Proportion of cutovers in 250m, 500m, 1000m radii (%)	PCUT_Radius
	Proportion of forest (>50 yrs) in 250m, 500m, 1000m radii (%)	PFOR_Radius
	Length of lake edges in 250m, 500m, 1000m radii (m/ha)	E-LAKE_Radius
	Length of cutover edges in 250m, 500m, 1000m radii (m/ha)	E-CUT_Radius
	Length of road edges in 250m 500m, 1000m radii (m/ha)	E-ROAD_Radius
PCNM	Principal Coordinate of Neighbour Matrices # <i>x</i> **	PCNM_Number

* Tree species with abbreviations are presented in Appendix 2.

** PCNM numbers ranged between 1 and 19 for hare, grouse and vole, and between 1 and 14 for birds.

Appendix 2. List of ligneous plant species identified in forest surveys. Species that were censused in less than 5% of experimental plots were excluded of statistical analyses.

Species common name	Species scientific name	Abbreviation
Alder	<i>Alnus</i> spp.	Alder
American Mountain Ash	<i>Sorbus americana</i>	Amou
Basalm Fir	<i>Abies balsamea</i>	Bfir
Black Spruce	<i>Picea mariana</i>	Bspr
Blueberry	<i>Vaccinium</i> spp.	Blue
Cloudberry	<i>Rubus chaemamorus</i>	Clou
Juneberry	<i>Amelanchier</i> spp.	June
Labrador Tea	<i>Ledum groenlandicum</i>	Ltea
Leatherleaf	<i>Chamaedaphne calyculata</i>	Leat
Sheep Laurel	<i>Kalmia angustifolia</i>	Shla
Swamp Laurel	<i>Kalmia polifolia</i>	Swla
White Birch	<i>Betula papyrifera</i>	Wbir
Willow	<i>Salix</i> spp.	Will

Chapitre IV

PLANNING TIMBER HARVEST OF RESIDUAL FOREST STANDS WITHOUT COMPROMISING BIRD AND SMALL MAMMAL COMMUNITIES IN BOREAL LANDSCAPES ⁵

Martin-Hugues St-Laurent, Jean Ferron, Samuel Haché & Réjean Gagnon ⁶

ABSTRACT

Much effort has been invested in designing and configuring residual forest stands in the Canadian boreal forest to preserve its overall biodiversity. The next issue in forest management involves the planning of residual forest stand harvesting without compromising wildlife populations. Residual stands can be cut when adjacent regeneration reaches 3 m in height according to current regulations in several Canadian provinces (*e.g.*, Québec, Ontario, Alberta, and British-Columbia). However, little is known on whether such regenerating habitat (RE-3m) can maintain wildlife abundances similar to those found in unharvested mature forest (CO). We estimated the relative abundance of small mammals and forest birds in RE-3m and CO habitats and characterized landscape and stand structures. These variables were

⁵ Manuscrit publié en 2007 : *Forest Ecology and Management* **251**: xxx-xxx

⁶ *Contribution des co-auteurs* : Jean Ferron (directeur) et Réjean Gagnon (co-directeur) ont travaillé avec moi à l'élaboration du protocole de recherche, à l'interprétation des résultats de même qu'à la révision des versions préliminaires de ce chapitre. Samuel Haché a participé aux travaux de terrain en plus de comparer statistiquement les aires en régénération et les sites témoins pour deux espèces de micromammifères. Il s'est également impliqué dans la relecture et la révision de cet article.

then compared between the two contrasting successional stages and were used to build habitat use models (HUMs) for 21 species. CO and RE-3m differed with regard to several landscape characteristics and stand structure variables as a result of logging. Snowshoe Hare, Northern Flicker, Alder Flycatcher, Ruby-crowned Kinglet, White-throated Sparrow and Magnolia Warbler were more abundant in RE-3m than CO, while Red-backed Vole, Brown Creeper and Golden-crowned Kinglet exhibited lower abundances in RE-3m. No significant differences in abundance were observed for the 12 other species. Species HUMs were highly significant and explained between 64.3 and 99.1 % of the total variability in abundance. Following variance partitioning, stand structure variables accounted for most of the explained variability (54.2 %) while landscape characteristics accounted for only 28.7 %. No difference in species richness was observed but community evenness was greater in CO than RE-3m. Our results suggest that current regulations may threaten the maintenance of 3 out of 21 censused species. According to variance partitioning, stand structure of both mature and regenerating stands should be considered during timber harvest planning. Until we know whether the current regulations are suitable for maintaining overall biodiversity, our results suggest that some mature forest stands should be maintained within managed landscapes for a complete logging rotation period.

RÉSUMÉ

De nombreux efforts ont été investis à configurer les peuplements forestiers résiduels afin de préserver la biodiversité en forêt boréale canadienne. Le prochain défi de l'aménagement forestier consiste à planifier la récolte des peuplements résiduels sans compromettre le maintien des populations fauniques. La législation en vigueur dans plusieurs provinces canadiennes (*e.g.* Québec, Ontario, Alberta et Colombie-Britannique) permet de récolter les peuplements résiduels lorsque la

régénération adjacente atteint 3 m de hauteur. Cependant, peu d'information est disponible relativement à la capacité de tels habitats en régénération (RE-3m) à soutenir des abondances fauniques similaires à celles occupant la forêt mature non perturbée (CO). Nous avons estimé l'abondance relative de petits mammifères et d'oiseaux forestiers dans des habitats RE-3m et CO en plus de caractériser le paysage et la structure de peuplement. Ces variables ont été comparées entre les deux stades de succession et utilisées pour construire des modèles d'utilisation d'habitat (MUHs) pour 21 espèces. CO et RE-3m différaient relativement à plusieurs caractéristiques du paysage et variables de structure de peuplement, principalement en raison des opérations forestières. Le lièvre d'Amérique, le pic flamboyant, le moucherolle des aulnes, le roitelet à couronne rubis, le bruant à gorge blanche et la paruline à tête cendrée montraient de plus fortes abondances en RE-3m qu'en CO, tandis que le campagnol à dos roux de Gapper, le grimpereau brun et le roitelet à couronne dorée présentaient des abondances nettement inférieures en RE-3m. Aucune différence significative n'a été observée pour les 12 autres espèces d'oiseaux. Les MUHs étaient hautement significatifs et expliquaient entre 64,3 et 99,1 % de la variabilité totale en abondance. Suivant la partition de la variance, les variables de structure de peuplement comptaient pour la majeure partie de la variabilité expliquée (54,2 %) tandis que les caractéristiques du paysage comptaient pour 28,7 %. Aucune différence de richesse spécifique d'oiseaux n'a été notée bien que l'équitabilité des communautés était plus élevée en CO qu'en RE-3m. Nos résultats suggèrent que les législations actuelles peuvent compromettre le maintien de 3 des 21 espèces étudiées. Compte tenu de la partition de la variance, la structure des peuplements matures et en régénération devrait être considérée dans la planification des opérations forestières. Jusqu'à ce que nous connaissions mieux les effets de la récolte des peuplements résiduels sur la faune, nos résultats suggèrent que des portions de forêt mature devraient être maintenues dans les paysages exploités tout au long de la période de rotation forestière.

INTRODUCTION

The Canadian boreal forest is historically shaped into a mosaic of old-growth, mature and regenerating stands intermingled with deforested areas due to forest fires, windfall, defoliating insect outbreaks and diseases (Brokaw & Lent 1999; Spies & Turner 1999). The two extremes of the successional forest gradient are old-growth stands and regenerating stands which differ in (*e.g.*) their density, age, diameter and height of dominant stems, amount of downed woody debris and snag abundance. Wildlife has seemingly adapted itself to these habitats and several species show a specialization in early-succession or old-growth forest stands (*e.g.* see Niemi *et al.* 1998; Imbeau *et al.* 1999, 2003; Drapeau *et al.* 2000). The fact that forest harvesting has become the main disturbance in boreal forests over the past decades (McRae *et al.* 2001) has led forest managers and policy makers to adopt an integrated resource management perspective. As a result, the inclusion of wildlife considerations into logging procedures has become a critical issue and numerous studies have been carried out to evaluate the impact of various logging patterns on boreal forest wildlife (see reviews by Thompson 1988; Fisher & Wilkinson 2005). Consequently, management planning in the Canadian boreal forest has evolved remarkably since the mid 1970s and numbers of the above cited studies have been used to develop baselines for harvest regulations. Among the recommendations, the decrease of clear-cut size, the implementation of planned residual forest stands (RFSs) that aim to ensure mature forest cover for wildlife within logged landscapes and diversification of their shapes, sizes and configurations, have been proposed and tested to determine their efficiency in fulfilling habitat requirements of many species (*e.g.* Schieck & Hobson 2000; Potvin & Bertrand 2004; St-Laurent *et al.* 2007). Preservation of residual habitat is essential in ensuring the maintenance of species within the impacted landscape to provide source population to re-colonize logged areas following regeneration (Venier & Pearce 2005).

Since forest management usually involves the harvesting of RFSs when adjacent clear-cuts have regenerated, it is critical to determine the successional stages at which regenerating stands can maintain adequate species diversity and abundance. For instance, if RFS harvest is scheduled too early, prior efforts devoted to wildlife protection through the establishment of residual stands within landscapes could be compromised. In such a scenario, species associated with certain structural attributes of mature forest could suffer declines in abundance and may become under-represented and even disappear if regenerating stands have not reached successional stages characterized by mature forest characteristics. Interesting examples of such discrepancy are found in several Canadian provinces where current regulations allow the harvest of RFSs when regeneration has grown to 3 m height in the adjacent clear-cut (*e.g.* in Ontario: OMNR 2001; in Quebec: art. 75, Quebec Government 2003; in British Columbia: art 65, BCMFR 2004; in Alberta: art. 7.2.2.3, ASRD 2006) or 10 years following clear-cutting (in New Brunswick: art. 4.7, NBDNR 2005). There is no clear evidence, however, that these regenerating stands can adequately fulfill habitat requirements of resident wildlife. Although associations with different successional forest stages are well-known for many species according to time since disturbance (*e.g.* Thompson *et al.* 1989, 1999; Drapeau *et al.* 2000; Venier & Pearce 2005), it appears important to monitor wildlife according to regeneration height, particularly since current logging regulations are specifically based on such measures. Understanding associations between wildlife and successional stages is an important issue in developing sustainable forestry practices (Venier & Pearce 2005), especially when current harvesting regulations are known to compromise the representation of mature forests.

Consequently, our first objective was to determine whether regenerating stands of 3 m height (hereafter RE-3m) can support abundances and species composition in terms of forest birds and small mammals similar to those in undisturbed mature forests (control, hereafter CO). Precisely, we aimed to verify if the censused species

abundances differ between RE-3m and CO stands according to their known successional status. We hypothesized that abundances in RE-3m would be similar to those in CO for generalist species and that early-successional species would be over-represented in RE-3m, while mature forest species would be under-represented in RE-3m. Secondly, we recognize that all forest stands are not equivalent. Since species-habitat relationships may depend on several structural attributes of forests or landscapes that are not simply related to regenerating stand height (Sallabanks *et al.* 2000), we aim to determine if the conservation value of regenerating stands is more closely related to its structure or its configuration at the landscape scale. Consequently, our second objective was to determine the most relevant group of predictors explaining variations in abundance between stand structure variables and landscape characteristics. Based on previous experiments (Hagan & Meehan 2002; St-Laurent *et al.* 2007), we hypothesized that stand structure variables would be the most important group of predictors for habitat use. To do so, we selected animals known to be keystone prey species in the boreal forest [Snowshoe Hare (*Lepus americanus*; Murray 2003), small rodents (Keinath & Hayward 2003) and Spruce Grouse (*Falcipennis canadensis*; Turcotte *et al.* 2000)] or to be good indicators of changes in managed boreal forests (*i.e.* passerines and woodpeckers; Drapeau *et al.* 2000).

METHODS

Study area

This study was conducted in a black spruce (*Picea mariana* (Mill) BSP) boreal forest north of Lac St-Jean, Québec, Canada (50°09'N, 72°20'W) (see Figure 1 in chapter II) at a mean elevation of 505 m. At time of sampling, approximately 30 % of the study area had been logged using the CPRS (cutting with protection of the

regeneration and soils) technique, a modified clear-cutting technique requiring that harvesting and skidding trails be equally spaced by 15 m. Mature and regenerating forest stands were mainly composed of black spruce with balsam fir (*Abies balsamea* (L.) Mill.) while white birch (*Betula papyrifera* Marsh.), jack pine (*Pinus banksiana* Lamb.) and trembling aspen (*Populus tremuloides* Michx.) were present in decreasing importance. The most common ericaceous species of the understory were sheep laurel (*Kalmia angustifolia* L.), Labrador tea (*Ledum groenlandicum* Oeder) and blueberries (*Vaccinium* spp.).

Experimental set-up

Naturally regenerating stands measuring approximately 3 m in height (RE-3m; 3.2 ± 0.5 m) at the beginning of the study were compared to continuous mature forest (as a control; CO) to monitor species abundances. RE-3m sites were logged between 1988 and 1991 (14 to 17 years before this study), while CO have never been harvested, natural disturbances being the only structural events to occur in them. Ranging from 71.1 to 249.4 ha in size the RE-3m stands have never been mechanically or chemically managed and were separated from other regenerating stands by a 60 m wide strip of mature residual forest. CO stands were located ≥ 500 m west of the closest logging edge and were surrounded by continuous mature forest for at least 3 km to the north, east, and south to eliminate any possible edge effects (see Figure 2 in chapter II). To examine natural inter-site variability, we used five sites as replicates for both RE-3m and CO types of stands, randomly chosen from the available sites and distanced by at least 1 km (mean distance between sites was 3.5 km) to limit pseudoreplication (see Figure 2 in chapter II). Furthermore, five grids containing nine permanent circular plots (1-m radius) spaced 50 m apart and arranged in three offset rows were randomly placed within each replicate, for a total sampling effort of 450 experimental plots in 50 grids (see Figure 3a, b in chapter II). Each plot

was georeferenced to allow for landscape analyses. We calculated principal coordinates of neighbour matrices (PCNMs) from x and y coordinates using *SpaceMaker 2* (Borcard & Legendre 2001) to consider the effects of spatial autocorrelation in statistical analyses (Borcard & Legendre 2002). PCNMs are a spectral decomposition of the spatial relationships among sampling sites, which is used to create variables corresponding to all the spatial scales that can be perceived in a given data set (Borcard *et al.* 2004) (see chapter II for more details). Such PCNMs can thus be incorporated into multiple regression or canonical redundancy analyses as independent variables to model the spatial structure of the experimental set-up (Borcard & Legendre 2002; Borcard *et al.* 2004). PCNMs are more flexible, precise and powerful than commonly-used polynomial trend surfaces and can be used at larger scales and on irregular designs (Dray *et al.* 2006).

Estimation of species abundances

Fecal pellet surveys were carried out to evaluate the relative use of RE-3m and CO stands by Snowshoe Hare and Spruce Grouse. Abundance indices of this sort have been widely used for hares (Murray *et al.* 2002) and recently for grouse (Huggard 2003; St-Laurent *et al.* 2007). Pellet surveys were conducted during spring of all years in each of the 450 experimental plots. We used 1-m radius circular plots rather than rectangular plots or small circular plots (0.155 m^2) to increase likelihood of recording fecal pellets and to reduce sample variance (Murray *et al.* 2002). Presence or absence of fecal pellets was assessed shortly after snow melt, before the onset of green-up and pellets were removed from each plot at each survey. Using presence / absence data to determine occupancy rates (Stanley & Royle 2005) leads to more conservative conclusions than absolute abundance (MacKenzie 2005) and provides correlative evidence of the proportion of sites used by the given species, especially when abundances are very low (Stanley & Royle 2005).

We assessed the relative abundance of small rodents in the 10 sites using snap-trapping (*e.g.* Ecke *et al.* 2002; Côté *et al.* 2003). This capture method allowed us to carry out precise species identification using bony palate characteristics for all captured rodents [see Lupien's (2002) identification key of morphological characteristics for small rodents of Québec]. In the centre of each of the 50 grids (five per site), we superimposed a small grid of nine (3 x 3) snap traps (VictorTM Model 150) equally spaced by 15 m (see Figure 3c in chapter II), for a trapping effort of 45 traps per site per night. Snap traps were baited with peanut butter and set for two 24-hour periods, resulting in 90 trap-nights per site per year. As snow cover remained in the study area until the beginning of June each year, small rodent surveys were conducted between mid-June and mid-July of 2003 and 2004, for a total effort of 1,800 trap-nights. The relative abundance of small rodents was calculated using a trap-effort index to establish the number of captures per 100 trap-nights. Traps that were sprung but empty after 24 hours were considered as having a half interval of trapping (Nelson & Clark 1973). The closest distance between two trapping grids was 150 m when two large sampling grids were randomly adjacent, which was not systematic. As Bowman *et al.* (2000a) showed positive spatial autocorrelation for small rodents between 133 and 533 m, we used PCNMs to consider spatial autocorrelation within statistical models (see above). Consequently, any two adjacent trapping grids were considered to be statistically independent.

In 2004, we estimated the abundance of forest passerines (including deadwood associated) and woodpeckers using point counts (Bibby *et al.* 1992) and call and drumming playbacks (Goggans *et al.* 1989). We placed three census stations at least 400 m apart in each of the 10 study sites to limit pseudoreplication of censused birds and again, used PCNMs to consider possible spatial autocorrelation. Stations were equally distributed between treatments on the center plot of experimental grids, for a total of 30 stations (see Figure 3 in chapter II). We conducted 10-min point counts followed by 15-min playbacks of drumming (for woodpeckers) and calls [for both

woodpeckers and certain passerines: Brown Creeper (*Certhia americana*), Red-breasted Nuthatch (*Sitta canadensis*), Winter Wren (*Troglodytes troglodytes*), Black-backed Woodpecker (*Picoides arcticus*) and Three-toed Woodpecker (*Picoides dorsalis*)]. During point count and playback censuses, two trained observers each recorded the number of birds per species detected by sight or hearing within 180° of a 100-m radius. This fixed radius was used to ensure that detected birds were located within a known type of landscape and stand structure. Although measures relative to reproductive success may be far more informative than abundance alone, our objective was to assess community response to contrasting forest successional stages. We thereby focused on abundances, as largely done previously (e.g. Imbeau *et al.* 1999; Thompson *et al.* 1999; Drapeau *et al.* 2000). The two observers' records were then compared; point count and playback data were combined to ensure that the final survey sheet included only unambiguous individuals. All stations were visited three times during the breeding season (16 May - 4 July), between 05:00 and 10:00 hrs, for a total sampling effort of 180 station-days. Surveys were not conducted on days with heavy rain or strong wind and the order of station visits was rotated to minimize bias associated with time of day. We used the highest abundance recorded during the three visits as the abundance for each species at a given station (Blondel *et al.* 1970, 1981).

Characterization of forest stands

Percentage of lateral and vertical vegetation cover was evaluated on all plots to estimate cover. Lateral cover [foliage density estimated in 10 classes, from no obstruction (0 %) to complete obstruction (100 %)] of the understory was measured using a 2-m vegetation profile board (Nudds 1977). Vertical cover (density of canopy closure) was measured similarly, at the centre of each plot at 1 and 2 m aboveground (see St-Laurent *et al.* 2007). We counted and identified the species of each ligneous stem (trees and ericaceous shrubs) having twigs between 0 and 2 m aboveground

(hereafter referred to as the 0-2 m stratum) in each 1-m radius plot. We also performed a survey to characterize forest vegetation in detail on a 1/25-ha forest plot (11.28-m radius) located at the center of the 50 large grids (see Figure 3a in chapter II). Each ligneous stem was identified to species and diameter was measured at breast height (DBH) to estimate mean DBH, basal area [total, per tree category (coniferous or deciduous) and per tree species], both in the overstory (DBH \geq 9 cm; arborescent stems) and the understory (DBH < 9 cm; shrubby stems). Mean height of trees and age of forest stands (using a Pressler borer to collect core samples) were assessed on 10 representative tree stems of the overstory. In regenerating stands, age determination was conducted on the higher stems that were maintained after cutting with protection of regeneration in mid '80; then, time since harvest may differ from the age of pre-established regeneration. Mean height of shrubby stems was also measured for 10 representative stems < 9 cm in DBH and < 2 m in height. We counted each snag found in the 11.28-m forest survey plots, and estimated the volume of woody debris (> 5 cm of diameter) per ha using Van Wagner's (1968) line intersect method.

Landscape characteristics

Physical attributes of the local landscape were characterized using ArcGIS 9.1 (ESRI 2004). We estimated the shortest distance from each of the 450 experimental plots to the nearest stream, lake, logging edge and forest road. Means of shortest distances were calculated from the nine plots of each large sampling grid to obtain more conservative approximations of landscape characteristics. We then calculated proportions of clear-cuts and lakes in circular buffers of 250, 500 and 1,000 m radii, centered on each of the 100 grids, to consider several spatial scales when determining species' response to landscape characteristics, following Mazerolle & Villard (1999). In each buffer, the length of edges associated with roads, recent clear-cuts (1-10 years

old) and lakes were estimated in m/ha. Such an approach allowed us to integrate both local and landscape scales when studying wildlife responses to logging, as suggested by Villard & Gu  nette (2005).

Data analyses

Species abundances along with landscape characteristics and stand structure variables were compared between treatments (RE-3m and CO) and sites (*i.e.* replicates were nested within treatments, $n = 10$) using two-way ANOVA, or ranked ANOVA (Conover & Iman 1981) when ANOVA assumptions were not met. Power analyses were conducted for the treatment factor to assess reliability of our results. To determine the amount of variance explained by stand structure and landscape variables independently, we built habitat use models (hereafter named HUMs) for 2 small mammal and 19 bird species using stepwise multiple regressions (SMR) on standardized data using 36 independent predictors (see Appendix 1). For such analyses, we used the large grids (150 x 150 m) as experimental units to limit pseudoreplication and because several variables were computed at that level. Means were calculated for the following variables in each of the 50 grids: occurrence of fecal pellets for hare and grouse, occurrence of small rodents (trapping), density of lateral and vertical cover, shortest distance to a stream, lake, logging edge and secondary or main forest road and mean length of lake, road and cutover edges. HUMs were developed for species found in sufficient numbers to warrant statistical analyses based on a condition index < 15 , taken from Belsley *et al.* (1980)'s findings that collinearity problems among predictors are limited under this threshold. Furthermore, multi-correlation between predictors was controlled by increasing the tolerance of stepwise analyses (0.25) to exclude highly correlated variables. For species that were monitored during more than one year (hare, grouse and small

rodents), each year was considered independently because annual fluctuations were not related to the goals of the study.

Stepwise selection was done for an α threshold of 0.05 or 0.15 depending on species and on the resulting model composition (McQuarrie & Tsai 1999). We preferred the stepwise model selection rather than the information-theoretic model criteria (ITMC; *e.g.* AIC, AIC_c, BIC or SC) as our goal was not to build predictive models, but to highlight species-habitat relationships and to assess the relative importance of landscape and stand structure on variations in abundance for several species (Johnson & Omland 2004; Stephens *et al.* 2005). Stepwise selection can favour over parameterized models but ITMC are also sensitive to such bias (Stephens *et al.* 2005). The dominance of stepwise selection over ITMC (such as AIC) was demonstrated to be efficient and coherent when building explanatory models (see Ludden *et al.* 1994; McQuarrie & Tsai 1999 as examples) (see chapter II for more details). To ensure that the biological significance of a predictor variable was considered into variable selection, we opted for an interactive stepwise selection on variables known to have potential influence on censused species (Derksen & Keselman 1992; MacNally 2000).

A priori, the independent variables retained for final modeling were classified into three groups of predictors: landscape, stand and PCNM. Variance partitioning was done for each group using the adjusted R^2 on both separate and grouped sets of predictors with a method designed for non-orthogonal effects (see Borcard *et al.* 1992; Legendre 1993; Legendre & Legendre 1998 for more details). This partitioning method allowed us to discriminate between pure and shared variation and is commonly used on ecological data (*e.g.* Anderson & Gribble 1998; Økland 2003). We calculated species richness and evenness of the bird communities (woodpeckers and passerines) using both Shannon and Simpson coefficients, to emphasize rare (Shannon index) and common species (Simpson index), respectively (Krebs 1999).

Community species richness and evenness were compared between treatments using nested two-way ANOVAs or ranked ANOVAs. ANOVAs, GLMs and power analyses were carried out using SYSTAT 11.0 (SYSTAT Software Inc. 2004). Means are presented \pm 1 SE.

RESULTS

Species abundances and HUMs

Comparison of species abundances resulted in three different groups: species showing higher abundance in regenerating stands, generalist species (with similar abundances in both RE-3m and CO) and species exhibiting higher abundances in mature forest. The first group included Snowshoe hare, Northern Flicker (*Colaptes auratus*), Alder Flycatcher (*Empidonax alnorum*), Ruby-crowned Kinglet (*Regulus calendula*), White-throated Sparrow (*Zonotrichia albicollis*) and Magnolia Warbler (*Dendroica magnolia*), while southern Red-backed Vole [(*Myodes gapperi*), hereafter referred to as Red-backed Vole], Brown Creeper and Golden-crowned Kinglet (*R. satrapa*) were associated with mature stands (CO; Table 1). Meanwhile, no significant differences in abundance were observed for the 12 other bird species: Spruce Grouse, Boreal Chickadee (*Poecile hudsonica*), Yellow-bellied Flycatcher (*E. flaviventris*), Gray Jay (*Perisoreus canadensis*), Dark-eyed Junco (*Junco hyemalis*), Red-breasted Nuthatch, Hermit Thrush (*Catharus guttatus*), Swainson's Thrush (*C. ustulatus*), Nashville Warbler (*Vermivora ruficapilla*), Yellow-rumped Warbler (*D. coronata*), Three-toed Woodpecker and Winter Wren. The ANOVAs often showed weak statistical power for these 12 bird species (Table 1). HUMs were developed for these 21 species to determine which amount of variation in abundance can be explained by landscape and stand variables. All HUMs were highly significant and explained between 64.3 and 99.1 % (mean 87.3 ± 1.9 %) of the total variability in

abundance (Table 2). Several significant variables were retained for each species to identify specific habitat requirements (Table 2).

Landscape characteristics and stand structure

As expected, differences between RE-3m and CO stands in landscape characteristics and stand structure were related to the fact that RE-3ms had been logged 14 to 17 years ago, whereas COs were natural forest that had never been harvested (see Table 3). Some landscape characteristics (*e.g.* % of residual forest) result from the current effective regulations in Québec's boreal forest. Stand structure attributes are however closely related to forest stand growth. Indeed, RE-3m were closer to cutovers and forest roads and contained more cutover and road edges within buffers of 250, 500 and 1,000 m radius than CO. Within the same buffers, there was a significantly larger proportion of cutovers surrounding RE-3m than CO stands while the reverse held for proportion of forest. When compared to RE-3m, CO exhibited increased age, DBH, height of arborescent stems and snag density, but lower height of shrubby layer. Note that RE-3m mean age referred to the age of the higher stems (46.3 ± 9.1 years), resulting of protection of pre-established regeneration when harvest occurred, being consequently older than time elapsed since clear-cutting (14 to 17 years), which referred to the age of post-harvest regeneration. Furthermore, the amount of cover for hiding also differed, being more dense in RE-3m than CO between 0 and 1.5 m, but reversely denser between 1.5 and 2.0 m in CO than RE-3m. Vertical cover (as an estimator of canopy closure) was denser in CO than RE-3m when measured at 1 and 2 m above ground level. Basal area was significantly different for black spruce, coniferous species and all tree species pooled, being greater in CO than RE-3m. No difference in stem density was observed for all censused tree species in both overstory and understory strata. There were also more deciduous stems, however, in the 0-2 m stratum in RE-3m while shadbush

(*Amelanchier* spp.) and cloudberry (*Rubus chamaemorus*) densities were higher in CO.

Variance partitioning

Following variance partitioning, stand structure explained the major part of the variability in abundance (54.2 ± 5.2 %) while landscape characteristics accounted for 28.7 ± 5.2 % of variability (Table 4). For species whose HUMs were built over several years (hares, voles and grouse), stand structure accounted for a relatively consistent proportion of variability. Landscape characteristics explained more variance than stand structure for only 6 of the 21 species (*i.e.* Alder Flycatcher, Hermit Thrush, Northern Flicker, Red-breasted Nuthatch, Three-toed Woodpecker, White-throated Sparrow; Table 4). Note that species for which interactions accounted for a negative part of the explained variance should be considered as subject to the opposite effects of the predictors considered, consequently having a null effect (Legendre & Legendre 1998). These authors also stated that significant interactions explained fluctuations in abundance better than the sum of their individual effects.

Bird community analyses

When considering all bird species, there were more individuals per point count in RE-3m than in CO (19.1 ± 2.2 vs. 13.1 ± 1.3 ; F-ratio = 5.56, $P < 0.05$), while the two habitat types supported similar numbers of bird species (11.9 ± 1.9 vs. 10.7 ± 0.9 for RE-3m and CO, respectively; F-ratio = 0.21, $P > 0.05$). Bird communities were significantly more even in CO than in RE-3m when emphasizing both rare (Shannon evenness: 0.98 ± 0.03 vs. 0.93 ± 0.03 ; F-ratio = 22.61, $P < 0.01$) or common (Simpson evenness: 0.90 ± 0.02 vs. 0.75 ± 0.03 ; F-ratio = 80.08, $P < 0.01$) species.

DISCUSSION

According to the literature (mainly Imbeau *et al.* 1999; Drapeau *et al.* 2000 and Venier & Pearce 2005 for forest birds), censused species can be divided into three different groups: early-successional, generalist and mature-forest species. Such grouping is independent of the species' migratory status, as most censused bird species are migrants.

Early-successional species

According to the literature, our HUMs (see Table 1) support that Snowshoe Hare (Murray 2003; Fisher & Wilkinson 2005), Northern Flicker (Kirk *et al.* 1996; Venier & Pearce 2005) and Alder Flycatcher (Crête *et al.* 1995; Venier & Pearce 2005) are strongly associated to early-successional stages (RE-3m). However, we did not find significant differences in abundance for three species reported to be associated to early-successional stages according to Drapeau *et al.* (2000) and Imbeau *et al.* (2003) (see Table 2). Indeed, Dark-eyed Junco, Hermit Thrush and Nashville Warbler all show abundances slightly higher in RE-3m than in CO without being biologically relevant. Such plasticity permitting the use of both regenerating and mature stands has previously been reported for Dark-eyed Junco (Kirk *et al.* 1996; Schieck & Hobson 2000), Hermit Thrush (Crête *et al.* 1995; Kirk *et al.* 1996) and Nashville Warbler (Darveau *et al.* 1999). Moreover, Venier & Pearce (2005) found that Hermit Thrush and Dark-eyed Junco were not specific to any jack pine forest age class, while Nashville Warbler was found to be associated mainly to 23-25 year old stands. While considering that mature forest is not optimal for these latter species, our results suggest that RE-3m stands had already reached a structure closer to that of mature forest when comparing with abundances in younger regenerating stands. Nevertheless, RE-3m stands could fulfill habitat requirements of Snowshoe Hare,

Northern Flicker and Alder Flycatcher since they were as much or more abundant in these stands than in mature unharvested stands. Consequently, current regulations that allow the harvesting of adjacent RFSs should not compromise the maintenance of these six species in managed landscapes.

Generalist species

As expected, some generalist species exhibited similar abundances in RE-3m and CO. This was the case of Yellow-bellied Flycatcher (see Drapeau *et al.* 2000) and Spruce Grouse (see Lemay *et al.* 1998). When clustering species according to successional stages, our results concur with those of Imbeau *et al.* (1999) as well as Venier & Pearce (2005) for Yellow-bellied Flycatcher. However, our observations disagree with concluding remarks by Potvin *et al.* (2001) for Spruce Grouse in Québec, who stated that its maintenance could be compromised if residual stands are harvested before regeneration reaches at least 7 m. Although our results for this species are based on fecal pellet counts, Spruce Grouse appears to use stands as young as RE-3m, depending on stand structure and tree species composition (see Turcotte *et al.* 2000). Structural heterogeneity in stem height, especially when considering pre-established regeneration, may favour this species. Two species known as generalists showed higher abundances in RE-3m than in CO: White-throated Sparrow and Magnolia Warbler. While our results support the early successional status, there is no agreement on the successional status of the White-throated Sparrow in literature, this species being classified as an early-successional (*e.g.* Imbeau *et al.* 1999; Venier & Pearce 2005) or generalist species (*e.g.* Drapeau *et al.* 2000). A similar situation applies for the Magnolia Warbler: while it is considered as a generalist by Drapeau *et al.* (2000), our results show that Magnolia Warbler is an early-successional species in our study area. This result is in agreement with Litvaitis (1993) and Imbeau *et al.* (1999). Similar to our findings for RE-3m associated

species, it seems that the four latter species could find essential landscape and stand structure attributes within RE-3m, being not compromised following the harvest of residual stands.

Mature forest species

Intuitively, mature forest species should be more vulnerable to the harvest of RFS than other species due to their habitat requirements which seem unlikely to be met in regenerating stands. However, different responses in abundances were observed among censused species associated with mature forest. Indeed, seven species showed no statistically significant difference in abundance between RE-3m and CO habitats: Boreal Chickadee, Gray Jay, Yellow-rumped Warbler, Red-breasted Nuthatch, Swainson's Thrush, Winter Wren and Three-toed Woodpecker. For all these species however, slight trends towards higher abundance in CO stands were noted, although such differences were not significant. A lack of statistical power may explain these borderline non-significant results. Nevertheless, such low contrast between abundances in RE-3m and CO can also be related to these species' ability to fulfill their habitat requirements in RE-3m. Indeed, inhabiting younger forests has already been observed for Boreal Chickadee in relation to snag abundance (Thompson *et al.* 1999; Imbeau *et al.* 1999). For Gray Jay, our results are in concordance with Imbeau *et al.* (1999), who found no association between this species and a particular forest developmental stage. Yellow-rumped Warbler also appears to be able to partially fulfill its habitat requirements in RE-3m. Thompson *et al.* (1999) and Imbeau *et al.* (1999) have also shown that this species appears to be less restricted to mature or overmature forests than expected, as their abundances were re-established as early as the sapling stage, which corresponds fairly well to our RE-3m stands. Similarly, Red-breasted Nuthatch was found to be abundant in both successional stages, as observed by Kirk *et al.* (1996) and Venier & Pearce (2005)

who underlined that this species can occur in successional stands although being usually more abundant in mature forest. As snags are known as an important habitat predictor for this cavity-nesting species (Steeger & Hitchcock 1998), we consider that standing dead trees found in our RE-3m may be abundant enough to support Red-Breasted Nuthatch populations (see Table 3). We found Swainson's Thrush to be as abundant in RE-3m as in CO; Thompson *et al.* (1999) reached similar conclusions while Venier & Pearce (2005) suggested that it might be a good indicator of 18-20 year old forests. Imbeau *et al.* (1999) and Thompson *et al.* (1999) classified the Winter Wren as a late successional species and several studies (*e.g.* Norton & Hannon 1997; Gu  nette & Villard 2005) have pointed out the negative impacts of logging on this species. However, no significant difference was found in Winter Wren abundance between regenerating stands and mature forest; Venier & Pearce (2005) (in jack pine forests) and Darveau *et al.* (1999) (in black spruce stands) reached similar conclusions. Finally, we did not find a significant difference in abundance for Three-toed Woodpecker although values observed in CO tended to be higher than those in RE-3m. Indeed, this species, which is known to be closely linked to mature or old-growth coniferous stands (Darveau *et al.* 1999) or to intermediate stands that exhibit old-growth vertical structure (Imbeau & Desrochers 2002), is considered as one of the most threatened species by modern forestry (Imbeau *et al.* 1999, 2001). However, our results denote a lack of statistical power for this species' abundance analysis, likely due to its low abundance and stochastic distribution in our study area.

We found significant differences in abundance for four of the 'pre-classified' mature forest species: Ruby-crowned Kinglet, Red-backed Vole, Brown Creeper and Golden-crowned Kinglet. The case of the Ruby-crowned Kinglet is interesting, as we noted abundances to be significantly higher in RE-3m than in CO, an observation that contrasts greatly with its mature forest status (Darveau *et al.* 1999; Drapeau *et al.* 2000). The ability of certain species to use different seral stages has been previously noted by Imbeau *et al.* (1999) and Venier & Pearce (2005). Red-backed Vole

represented approximately 97 % of captured rodents and abundance was significantly higher in CO than RE-3m stands in 2004 but not in 2003 despite its two-fold greater abundance in CO, thus supporting its status of mature forest specialist (Crête *et al.* 1995; Fisher & Wilkinson 2005). Simon *et al.* (1998) have shown that Red-backed Vole abundance usually increases with stand age. Nevertheless, Red-backed Voles also exhibit a relative plasticity in habitat selection (Fisher & Wilkinson 2005), being able to persist at low densities in recently logged areas (Etcheverry *et al.* 2005) or regenerating stands (Keinath & Hayward 2003; this study). Species abundances are directly related to protective cover provided by residual vegetation (Crête *et al.* 1995) and volume of coarse woody debris (Bowman *et al.* 2000b). Woody debris was indeed a critical habitat attribute in one of our HUMs. Such flexibility in habitat use could have led to the absence of a significant difference in abundance between the two stand types in 2003. Also, the fact that voles were at the peak of their population cycle in 2003 in our study area (Côté *et al.* 2007) may have forced a number of individuals to use sub-optimal habitats such as regenerating stands. Similarly, we found abundances of Brown Creeper and Golden-crowned Kinglet that were significantly higher in CO than in RE-3m, which confirms their status of old-mature forest specialists (Norton & Hannon 1997; Imbeau *et al.* 1999, 2001; Venier & Pierce 2005). Both Brown Creeper and Golden-crowned Kinglet HUMs retained characteristics found more commonly in CO than RE-3m stands. Indeed, the Brown Creeper is known to nest chiefly in old forests (> 60 years; Imbeau *et al.* 1999) composed of numerous snags and large diameter trees (Drapeau *et al.* 2002), while the Golden-crowned Kinglet nests usually between 8 and 20 m aboveground (Peck & James 1987), a situation only possible in CO. Loss of mature boreal forest stands through logging is known to threaten Golden-crowned Kinglet abundance (Johnson & Brown 1990). Indeed, Darveau *et al.* (1999) previously proposed the Golden-crowned Kinglet as an indicator species for mature forests. Venier & Pearce (2005) showed that Golden-crowned Kinglet and Brown Creeper were among the four species exhibiting the highest indicator values of mature forest association. They concluded

that such specificity to a single successional stage increases their sensitivity to modifications in age structure at the landscape scale.

Our results thus show that several species presently recognized as mature forest specialists exhibited similar (or higher in the case of Ruby-crowned Kinglet) abundances in mature forests and RE-3m. Nevertheless, we found that such regenerating stands cannot provide the habitat attributes required for supporting similar abundances to those of unharvested mature forest for two species threatened by modern forestry (*i.e.* Brown Creeper and Golden-crowned Kinglet) (Imbeau *et al.* 1999; Venier & Pearce 2005) and one recognized as a keystone prey (*i.e.* Red-backed Vole). Species associated with mature forest, recent burns or snag availability (as cavity-nesting species) suffer the impacts of logging, negative effects not being dampened in regenerating stands of 3 m in height (or RE-3m) (Imbeau *et al.* 1999). Therefore, harvesting adjacent RFSs could likely compromise their long-term persistence within managed landscapes.

Variance partitioning

Our second objective was to determine whether stand structure variables or landscape characteristics were relevant in explaining variations in abundances for censused species. The 26 species' HUMs presented a number of variables explaining a substantial part of the total variability in abundance. The high degree of variance explanation (87.3 %) likely results from the large spectrum of stand structures censused between RE-3m and CO as well as the large number of habitat predictors used to build these models (see Westfall *et al.* 1998 for more details). We were thus able to highlight environmental variables that were relevant for censused species without pooling landscape and stand structure effects together (see also St-Laurent *et al.* 2007 for more details). Villard *et al.* (1999) had previously shown that forest cover

and landscape characteristics are powerful in predicting forest bird occupancy within agricultural landscapes. As seen in Drapeau *et al.* (2000), our variance partitioning approach goes a step further than most previous studies by quantifying the relative importance of landscape characteristics and stand structure as groups of predictors. We have demonstrated that stand structure variables as a group explained the major part of variability in abundance (54.2 %) and were thus generally more important than landscape characteristics, PCNM variables and all possible interactions. This finding supports the conclusions of Cushman & McGarigal (2002) and St-Laurent *et al.* (2007). Hagan & Meehan (2002) also noticed that the presence of 20 bird species was more accurately predicted using stand structure than landscape variables. In opposition, Drapeau *et al.* (2000) found a similar proportion of variance explained by local habitat and landscape context variables. All of these authors (except St-Laurent *et al.* 2007), however, carried out their partitioning on the entire community through a canonical correspondence analysis, while our partitioning was rather done through a species-based approach. Globally, our results support the main findings of Villard & Gu  nette (2005) that: 1) species react to logging according to specific habitat requirements, 2) stand structure and landscape characteristics must be considered in planning forest management and 3) stand structure variables are the most relevant group of predictors for estimating the abundance for several bird and mammal species. Consequently, efforts should be invested in considering the initial structure and composition of forest stands (both mature and regenerating) when planning logging operations and RFS harvest to maintain heterogeneity similar to that of original forest characteristics.

Bird community analyses

Birds are one of the most diversified groups of vertebrates in the boreal forest (see Niemi *et al.* 1998 for more details). Due to increasing human disturbances,

determining species abundances in mature vs. regenerating stands is becoming a critical issue in the goal of maintaining forest bird diversity. Even if reproductive success has not been considered in this study, abundances constitute a basic response to forest successional stages (*e.g.* Imbeau *et al.* 1999; Bock & Jones 2004), and should be used as a starting point for further work on demographic studies. Although both types of forest contained similar numbers of species, there was a greater abundance of birds in RE-3m than CO. Our results support previous observations in regenerating black spruce stands (recently logged or burned), that most boreal bird communities have almost recovered to their pre-harvest species composition by the sapling stage (*i.e.* stems ranging from 2 to 5 m) of the regeneration process (Imbeau *et al.* 1999); although stands of 2 to 5 m may differ in structure, Imbeau *et al.* (1999) underlined that essential attributes can be found along this gradient to support forest bird assemblages similar to unharvested stands. However, we found that community evenness differed between stand types, where some species were over-represented (early-successional species, *e.g.* Northern Flicker) while others were under-represented (mature forest species, *e.g.* Brown Creeper) in regenerating stands. Such a shift in community structure has led to a significantly lower evenness in RE-3m than CO. Continuous forest showed values close to 1.0 when focusing on both common and rare species. Venier & Pierce (2005) also noted some abundance differences in bird assemblages between regenerating stands and mature forests.

Limit and scope of our results

Studying species-habitat relationships in a forest harvesting context is often difficult, as insufficient replication inherent to large-scale experimentation, spatial autocorrelation bias and confounding factors frequently induce uncontrolled variability (Legendre 1993). However, our study compensated for the lack of replication by using statistical analyses to explain species-habitat relationships with

numerous habitat variables (Sallabanks *et al.* 2000). Furthermore, considering spatial autocorrelation through the inclusion of PCNMs revealed the effectiveness of spatial autocorrelation modeling (Borcard & Legendre 2002). On the other hand, our study may have been affected by the fact that RE-3m stands were surrounded by 60-m wide residual mature forest strips (as prescribed by current regulations). This could have biased our results by helping to maintain species associated with mature forest within the RE-3m landscape. When such residual forest strips will be harvested, early-successional species will likely be more represented while mature forest species will likely become more threatened than observed in our RE-3m. Measuring only individual abundance (*e.g.* Imbeau *et al.* 1999; Thompson *et al.* 1999) rather than reproductive success (as suggested by Sallabanks *et al.* 2000) and this during only one season (Maron *et al.* 2005) is another limitation of our study, and our results should be interpreted cautiously. Indeed, several studies have shown that bird abundance (or density) is a poor predictor of habitat quality (Van Horne 1983) or productivity (Vickery *et al.* 1992; Underwood & Roth 2002). Consequently, source-sink dynamics may bias our interpretations, based on abundances, as individuals can be found in habitats that cannot support viable populations without immigration (Pulliam & Danielson 1991). Nevertheless, Bock & Jones (2004) have shown that abundance (or density) is highly correlated with reproductive success (respectively 72 and 85 % in North American and European studies). Moreover, our results support conclusions obtained by previous studies (see above, species associations with successional stages), especially concerning the contrasts in abundances noted for Brown Creeper, Golden-crowned Kinglet and Red-backed Vole. Indeed, as these three species were found to be closely related to mature rather than RE-3m stands, their maintenance in managed landscapes remains a critical issue.

MANAGEMENT IMPLICATIONS

Conservation of wildlife populations within logged landscapes have been partially achieved in Canada through decreases in cutover size and establishment of various RFS scenarios (see McRae *et al.* 2001; Andison 2003 for syntheses). At present, according to current regulations in several Canadian provinces, mature forest left standing in logged landscapes can be cut when adjacent regeneration has reached 3 m in height (*e.g.* Quebec, Ontario, Alberta, British-Columbia) or 10 years (*e.g.* in New Brunswick). Our results show that regenerating stands of 3 m in height could provide essential habitat attributes for several censused species, as 6 out of 21 occurred at higher abundances in RE-3m than CO, while 12 other species were equally represented in both successional stages. However, our results also demonstrate that a serious conservation problem could arise if current regulations are applied strictly. Regenerating stands, such as RE-3m, fail to maintain species abundances similar to unharvested mature forests for three species: Red-backed Vole, Golden-crowned Kinglet and Brown Creeper. Ironically, such results imply that efforts previously invested in designing RFSs at the landscape scale are compromised when applying such regulations. We must also investigate if mature forest species other than those studied here could be endangered over the long run when harvesting residual mature forest stands.

In a long-term forest management view, such conclusions suggest that modifications have to be made to current regulations in order to improve conservation of wildlife in landscapes managed by forestry. We agree with Venier & Pearce (2005) that maintaining a constant supply of variously aged stands is a cautious initiative to help maintain viable wildlife populations. Consequently, blocks of mature, closed-canopy forest should be maintained in managed landscapes until regenerating stands have reached a height that reflects the structural attributes of mature forests or through an entire logging period rotation. According to the emulation silviculture

approach (*i.e.* the use of silvicultural techniques that try to imitate natural disturbances such as wildfire; see McRae *et al.* 2001), such blocks should be variable in size (at least 85 ha; see St-Laurent *et al.* 2007) and also representative of original forest stands in terms of structure and composition. More importantly, the timing of RFS harvest must take into account the entire structural complexity of the regenerating stands rather than only their height. Forest managers are urged to adopt more flexible regulations that allow for different scenarios of RFS harvesting and the creation of more heterogeneous and uneven aged landscapes with a constant representation of mature or old-growth forest stands.

ACKNOWLEDGEMENTS

We wish to thank L. Imbeau, F. Potvin and D. Gagnon for help with planning this project, C. Hins for constructive comments on the written manuscript and W.J. King and M. Huot for correcting the English. We also thank R. Proulx and A. Caron for statistical advice. Gathering the data would have been impossible without our excellent team of field assistants, technicians and biologists: S. Boudreault, F. Boulianne, M. Boulianne, G. Fontaine, A. Gilbert and C. Hins. Funding was received from the Fonds Québécois de Recherche sur la Nature et les Technologies, the Fondation de l'Université du Québec à Montréal, the Université du Québec à Rimouski and the Consortium de Recherche sur la Forêt Boréale Commerciale de l'Université du Québec à Chicoutimi (M.-H. St-Laurent). This research was also supported by a grant from the Action Concertée Fonds Nature et Technologies - FRF - 02 - Programme de Recherche sur la Forêt Boréale et son Écologie au Saguenay – Lac Saint Jean.

REFERENCES

- Anderson, M. J., & N. A. Gribble. 1998. Partitioning the variation among spatial, temporal and environmental components in a multivariate data set. *Australian Journal of Ecology* **23**: 158-167.
- Andison, D. W. 2003. Tactical forest planning and landscape design. Pages 433-480 *In* Towards Sustainable Management of the Boreal Forest. P. J. Burton, C. Messier, D. W. Smith & W. L. Adamowicz (Eds.). National Research Press, Ottawa, 1039 p.
- ASRD. 2006. Alberta timber harvest planning and operating ground rules framework for renewal. Alberta Sustainable Resource Development, Public Lands and Forests Division, Forest Management Branch, 100 p.
- BCMFR. 2004. Forest planning and practices regulation. British Columbia Ministry of Forests and Range. URL: <http://www.for.gov.bc.ca/tasb/legsregs/frpa/frparegs/forplanprac/fppr.htm>.
- Belsley, D. A., E. Kuh & R. E. Welsch. 1980. Regression Diagnostics: Identifying Influential Data and Sources of Collinearity. John Wiley & Sons, New York, 585 p.
- Bibby, C. J., N. D. Burgess & D. A. Hill. 1992. Bird Census Techniques. Academic Press Inc., San Diego, 257 p.
- Blondel, J., C. Ferry & B. Frochot. 1970. Méthode des Indices Ponctuels d'Abondance (IPA) ou des relevés d'avifaune par stations d'écoute. *Alauda* **38**: 55-70.
- Blondel, J., C. Ferry & B. Frochot. 1981. Point counts with unlimited distance. *Studies in Avian Biology* **6**: 414-420.
- Bock, C. E., & Z. F. Jones. 2004. Avian habitat evaluation: should counting birds count? *Frontiers in Ecology and the Environment* **2**: 403-410.
- Borcard, D., & P. Legendre. 2001. SpaceMaker 2 software. University of Montreal, Department of Biological Sciences.

- Borcard, D., & P. Legendre. 2002. All-scale spatial analysis of ecological data by means of principal coordinates of neighbour matrices. *Ecological Modelling* **153**: 51-68.
- Borcard, D., P. Legendre & P. Drapeau. 1992. Partialling out the spatial component of ecological variation. *Ecology* **73**: 1045-1055.
- Borcard, D., P. Legendre, C. Avois-Jacquet & H. Tuomisto. 2004. Dissecting the spatial structure of ecological data at multiple scales. *Ecology* **85**: 1826-1832.
- Bowman, J., G. Forbes & T. Dilworth. 2000a. The spatial scale of variability in small-mammal populations. *Ecography* **23**: 328-334.
- Bowman, J., D. Sleep, G. Forbes & M. Edwards. 2000b. The association of small mammals and coarse woody debris at log and stand scales. *Forest Ecology and Management* **129**: 119-124.
- Brokaw, N. V. L., & R. A. Lent. 1999. Vertical structure. Pages 373-399 *In* Maintaining Biodiversity in Forest Ecosystems. M. L. Hunter Jr. (Ed.). Cambridge University Press, Cambridge, 698 p.
- Conover, W. J., & R. L. Iman. 1981. Rank transformation as a bridge parametric and nonparametric statistics. *American Statistician* **35**: 124-132.
- Côté, M., J. Ferron & R. Gagnon. 2003. Impact of seed and seedling predation by small rodents on early regeneration establishment of black spruce. *Canadian Journal of Forest Research* **33**: 2362-2371.
- Côté, M., J. Ibarzabal, M.-H. St-Laurent, J. Ferron & R. Gagnon. 2007. Age-dependent response of migrant and resident *Aegolius* owl species to small rodent population fluctuations in the eastern Canadian boreal forest. *Journal of Raptor Research* *In press*.
- Crête, M., B. Drolet, J. Huot, M.-J. Fortin & G. J. Doucet. 1995. Chronoséquence après feu de la diversité de mammifères et d'oiseaux forestiers au nord de la forêt boréale québécoise. *Canadian Journal of Forest Research* **25**: 1509-1518.

- Cushman, S. A., & K. McGarigal. 2002. Hierarchical, multiscale decomposition of species-environment relationships. *Landscape Ecology* **17**: 637-646.
- Darveau, M., M. Boulet & L. Bélanger. 1999. Wildlife use of landscapes resulting from different management strategies in the boreal black spruce forest. The Landscape Structure and Biodiversity Project (LSBP): Avian response. SFM Network Project: Project report 1999-29.
- Derksen, S., & H. J. Keselman. 1992. Backward, forward and stepwise automated subset selection algorithms: frequency of obtaining authentic and noise variables. *British Journal of Mathematical and Statistical Psychology* **45**: 265-282.
- Drapeau, P., A. Leduc, J.-F. Giroux, J.-P. L. Savard, Y. Bergeron & W. L. Vickery. 2000. Landscape-scale disturbances and changes in bird communities of boreal mixed-wood forests. *Ecological Monographs* **70**: 423-444.
- Drapeau, P., A. Nappi, J.-F. Giroux, A. Leduc & J.-P. L. Savard. 2002. Distribution patterns of birds associated with snags in natural and managed eastern boreal forests. Pages 193-205 *In Ecology and Management of Dead Wood in Western Forests*. B. Laudenslayer, W. F. Laudenslayer Jr., P. J. Shea, B. E. Valentine, C. P. Weatherspoon & T. E. Lisle (Tech. Coord.). USDA Forest Service General Technical Report PSW-GTR 181. USDA Forest Service Pacific Southwest Research Station, Albany, CA,.
- Dray, S., P. Legendre & P. R. Peres-Neto. 2006. Spatial modelling: a comprehensive framework for principal coordinate analysis of neighbour matrices (PCNM). *Ecological Modelling* **196**: 483-493.
- Ecke, F., O. Löfgren & D. Sörlin. 2002. Population dynamics of small mammals in relation to forest age and structural habitat factor in northern Sweden. *Journal of Applied Ecology* **39**: 781-792.
- ESRI. 2004. ArcGIS 9.1. Environment System Research Institute Inc. Redlands, CA, USA.

- Etcheverry, P., J.-P. Ouellet & M. Crête. 2005. Responses of small mammals to clear-cutting and precommercial thinning in mixed forests of southeastern Quebec. *Canadian Journal of Forest Research* **35**: 2813-2822.
- Fisher, J. T., & L. Wilkinson. 2005. The response of mammals to forest fire and timber harvest in the North American boreal forest. *Mammal Review* **35**: 51-81.
- Goggans, R., R. D. Dixon & C. L. Seminara. 1989. Habitat use by three-toed and black-backed woodpeckers, Deschutes National Forest, Oregon. Oregon Department of Fish and Wildlife, Nongame Wildlife Program, USDA Deschutes National Forest, Technical Report 87-3-02.
- Guénette, J.-S., & M.-A. Villard. 2005. Thresholds in forest bird response to habitat alteration as quantitative targets for conservation. *Conservation Biology* **19**: 1168-1180.
- Hagan, J. M., & A. L. Meehan. 2002. The effectiveness of stand-level and landscape-level variables for explaining bird occurrence in an industrial forest. *Forest Science* **48**: 231-242.
- Huggard, D. J. 2003. Use of habitat features, edges and harvest treatments by spruce grouse in subalpine forest. *Forest Ecology and Management* **175**: 531-544.
- Imbeau, L., & A. Desrochers. 2002. Area sensitivity and edge avoidance: the case of the Three-toed Woodpecker (*Picoides tridactylus*) in a managed forest. *Forest Ecology and Management* **164**: 249-256.
- Imbeau, L., J.-P. L. Savard & R. Gagnon. 1999. Comparing bird assemblages in successional black spruce stands originating from fire and logging. *Canadian Journal of Zoology* **77**: 1850-1860.
- Imbeau, L., M. Mönkkönen & A. Desrochers. 2001. Long-term effects of forestry on birds of the eastern Canadian boreal forests: a comparison with Fennoscandia. *Conservation Biology* **15**: 1151-1162.

- Imbeau, L., P. Drapeau & M. Mönkkönen. 2003. Are forest birds categorised as "edge species" strictly associated with edges? *Ecography* **26**: 514-520.
- Johnson, J. B., & K. S. Omland. 2004. Model selection in ecology and evolution. *Trends in Ecology and Evolution* **19**: 101-108.
- Johnson, W. N., & P. W. Brown. 1990. Avian use of a lakeshore buffer strip and an undisturbed lakeshore in Maine. *Northern Journal of Applied Forestry* **7**: 114-117.
- Keinath, D. A., & G. D. Hayward. 2003. Red-backed vole (*Clethrionomys gapperi*) response to disturbance in subalpine forests: use of regenerating patches. *Journal of Mammalogy* **84**: 956-966.
- Kirk, D. A., A. W. Diamond, K. A. Hobson & A. R. Smith. 1996. Breeding bird communities of the western and northern Canadian boreal forest: relationship to forest type. *Canadian Journal of Zoology* **74**: 1749-1770.
- Krebs, C. J. 1999. *Ecological Methodology*, 2nd edition. Benjamin/Cummings, Menlo Park, California, 620 p.
- Legendre, P. 1993. Spatial autocorrelation: trouble or new paradigm? *Ecology* **74**: 1659-1673.
- Legendre, P., & L. Legendre. 1998. *Numerical Ecology*, 2nd English edition. Elsevier Science BV, Amsterdam, 853 p.
- Lemay, Y., J. Ferron, J.-P. Ouellet & R. Couture. 1998. Habitat de reproduction et succès de nidification d'une population introduite de Tétrins du Canada (*Falciennis canadensis*) dans l'île d'Anticosti, Québec. *Canadian Field-Naturalist* **112**: 267-275.
- Ludden, T. M., S. L. Beal & L. B. Sheiner. 1994. Comparison of the Akaike Information Criterion, the Schwarz Criterion and the F test as guides to model selection. *Journal of Pharmacokinetics and Biopharmaceutics* **22**: 431-445.

- Lupien, G. 2002. Recueil photographique des caractéristiques morphologiques servant à l'identification des micromammifères du Québec. Volumes I et II. Société de la Faune et des Parcs du Québec, Jonquière, 23 & 26 p.
- MacKenzie, D. I. 2005. What are the issues with presence-absence data for wildlife managers? *Journal of Wildlife Management* **69**: 849-860.
- MacNally, R. 2000. Regression and model-building in conservation biology, biogeography and ecology: The distinction between – and reconciliation of – ‘predictive’ and ‘explanatory’ models. *Biodiversity and Conservation* **9**: 655-671.
- Maron, M., A. Lill, D. M. Watson & R. MacNally. 2005. Temporal variation in bird assemblages: How representative is a one-year snap-shot? *Austral Ecology* **30**: 383-394.
- Mazerolle, M. J., & M.-A. Villard. 1999. Patch characteristics and landscape context as predictors of species presence and abundance: a review. *Écoscience* **6**: 117-124.
- McQuarrie, A., & C.-L. Tsai. 1999. Model selection in orthogonal regression. *Statistics & Probability Letters* **45**: 341-349.
- McRae, D. J., L. C. Duchesne, B. Freedman, T. J. Lynham & S. Woodley. 2001. Comparisons between wildfire and forest harvesting and their implications in forest management. *Environmental Reviews* **9**: 223-260.
- Murray, D. L. 2003. Snowshoe hare and other hares. Pages 147-175 *In* Wild Mammals of North America. G. A. Feldhamer, B. C. Thompson & J. A. Chapman (Eds.). The Johns Hopkins University Press, Baltimore, 1216 p.
- Murray, D. L., J. D. Roth, E. Ellsworth, A. J. Wirsing & T. D. Steury. 2002. Estimating low-density snowshoe hare populations using fecal pellet counts. *Canadian Journal of Zoology* **80**: 771-781.
- NBDNR. 2005. Objectives and standards for the New Brunswick Crown Forest for the 2007-2012 period. New Brunswick Department of Natural Resources, 40 p.

- Nelson, L. Jr., & F. W. Clark. 1973. Correction for sprung traps in catch/effort calculations of trapping results. *Journal of Mammalogy* **54**: 295-298.
- Niemi, G., J. Hanowski, P. Helle, R. Howe, M. Mönkkönen, L. Venier & D. Welsh. 1998. Ecological sustainability of birds in boreal forests. *Conservation Ecology* **2**: 17. URL: <http://www.consecol.org/vol2/iss2/art17/>
- Norton, M. R., & S. J. Hannon. 1997. Songbird response to partial-cut logging in the boreal mixedwood forest of Alberta. *Canadian Journal of Forest Research* **27**: 44-53.
- Nudds, T. D. 1977. Quantifying the vegetative structure of wildlife cover. *Wildlife Society Bulletin* **5**: 113-117.
- Økland, R. H. 2003. Partitioning the variation in a plot-by-species data matrix that is related to n sets of explanatory variables. *Journal of Vegetation Science* **14**: 693-700.
- OMNR. 2001. Forest management guide for natural disturbance pattern emulation, version 3.1. Ontario Ministry of Natural Resources, Queen's Printer for Ontario, Toronto, 40 p.
- Peck, G. K., & R. D. James. 1987. *Breeding Birds of Ontario: Nidiology and Distribution*, Vol. 2: Passerines. Life Science Miscellaneous Publications, Royal Ontario Museum, Toronto, 387 p.
- Potvin, F., & N. Bertrand. 2004. Leaving forest strips in large clearcut landscapes of boreal forest: a management scenario suitable for wildlife? *Forestry Chronicle* **80**: 44-53.
- Potvin, F., R. Courtois, C. Girard & J.-B. Strobel. 2001. Fréquentation par le tétras du Canada de la forêt résiduelle dans de grandes aires de coupe. Société de la Faune et des Parcs du Québec, Direction de la Recherche sur la Faune, Québec, 48 p.
- Pulliam, R. H., & B. J. Danielson. 1991. Sources, sinks, and habitat selection: a landscape perspective on population dynamics. *American Naturalist* **137**: S50-S66.
- Quebec Government. 2003. Regulation respecting standards of forest management for forests in the public domain. Ministry of Natural Resources, Quebec, 36 p.

- Sallabanks, R., E. B. Arnett & J. M. Marzluff. 2000. An evaluation of research on the effects of timber harvest on bird populations. *Wildlife Society Bulletin* **28**: 1144-1155.
- Schieck, J., & K. A. Hobson. 2000. Bird communities associated with live residual tree patches within cut blocks and burned habitat in mixedwood boreal forests. *Canadian Journal of Forest Research* **30**: 1281-1295.
- Simon, N. P. P., F. E. Schwab, E. M. Baggs & G. I. M. Cowan. 1998. Distribution of small mammals among successional and mature forest types in western Labrador. *Canadian Field-Naturalist* **112**: 441-445.
- Spies, T. A., & M. G. Turner. 1999. Dynamic forest mosaics. Pages 95-160 *In* Maintaining Biodiversity in Forest Ecosystems. M. L. Hunter Jr. (Ed.). Cambridge University Press, Cambridge, 698 p.
- Stanley, T. R., & J. A. Royle. 2005. Estimating site occupancy and abundance using indirect detection indices. *Journal of Wildlife Management* **69**: 874-883.
- Steeger, C., & C. L. Hitchcock. 1998. Influence of forest structure and diseases on nest-site selection by red-breasted nuthatches. *Journal of Wildlife Management* **62**: 1349-1358.
- Stephens, P. A., S. W. Burkirk, G. D. Hayward & C. Martínez Del Rio. 2005. Information theory and hypothesis testing: a call for pluralism. *Journal of Applied Ecology* **42**: 4-12.
- St-Laurent, M.-H., J. Ferron, C. Hins & R. Gagnon. 2007. Effects of residual stand structure and landscape configuration on habitat use by birds and small mammals in logged boreal forest. *Canadian Journal of Forest Research* **37**: 1298-1309.
- SYSTAT Software Inc. 2004. SYSTAT 11.0 statistical software. Point Richmond, CA, USA.
- Thompson, I. D. 1988. Habitat needs of furbearers in relation to logging in Ontario. *Forestry Chronicle* **64**: 251-261.

- Thompson, I. D., I. J. Davidson, S. O'Donnell & F. Brazeau. 1989. Use of track transects to measure the relative occurrence of some boreal mammals in uncut forest and regenerating stands. *Canadian Journal of Zoology* **67**: 1816-1823.
- Thompson, I. D., H. A. Hagan & W. A. Montevecchi. 1999. Avian communities of mature balsam fir forests in Newfoundland: age-dependence and implications for timber harvesting. *Condor* **101**: 311-323.
- Turcotte, F., R. Courtois, R. Couture & J. Ferron. 2000. Impact à court terme de l'exploitation forestière sur le tétras du Canada (*Falciennis canadensis*). *Canadian Journal of Forest Research* **30**: 202-210.
- Underwood, T. J., & R. R. Roth. 2002. Demographic variables are poor indicators of wood thrush productivity. *Condor* **104**: 92-102.
- Van Horne, B. 1983. Density as a misleading indicator of habitat quality. *Journal of Wildlife Management* **47**: 893-901.
- Van Wagner, C. E. 1968. The line intersect method in forest fuel sampling. *Forest Science* **14**: 20-26.
- Venier, L. A., & J. L. Pearce. 2005. Boreal bird community response to jack pine forest succession. *Forest Ecology and Management* **217**: 19-36.
- Vickery, P. D., M. L. Hunter Jr. & J. V. Wells. 1992. Is density an indicator of breeding success? *The Auk* **109**: 706-710.
- Villard, M.-A., & J.-S. Guénette. 2005. Les oiseaux forestiers montrent-ils la même sensibilité à l'exploitation forestière aux échelles du peuplement et du paysage? *VertigO* **6**: 5 p.
- Villard, M.-A., M.K. Trzcinski & G. Merriam. 1999. Fragmentation effects on forest birds: relative influence of woodland cover and configuration on landscape occupancy. *Conservation Biology* **13**: 774-783.

- Westfall, P. H., S. S. Young & D. K. J. Lin. 1998. Forward selection error control in the analysis of supersaturated designs. *Statistica Sinica* **8**: 101-117.

Table 1. Comparison of mean abundances (\pm 1SE) between control (CO) and regenerating stands (RE-3m) for the 21 studied species. Successional status referred to species preferences according to the literature (see Drapeau *et al.* 2000 and Imbeau *et al.* 2003, but also ¹ Murray 2003; ² Crête *et al.* 1995; ³ Lemay *et al.* 1998) (ES = early-successional habitats; GEN = generalists; MF = mature forests). Avian models (except for spruce grouse) were based on surveys conducted in 2004 only. Results are based on a two-way nested ANOVA or two-way nested ranked-ANOVA (*P*-value marked with an *) following Conover & Iman (1981).

Species	Year	Mean abundance \pm SE		Treatment		Site (Treatment)		R^2	Power	Successional status
		CO	RE-3m	$F_{(df=1)}$	<i>P</i>	$F_{(df=8)}$	<i>P</i>			
Snowshoe Hare	2002	0.12 \pm 0.03	0.51 \pm 0.14	7.50	< 0.05	13.20	< 0.001	0.836	0.999	ES ¹
	2003	0.08 \pm 0.04	0.44 \pm 0.13	6.99	< 0.05*	11.12	< 0.001	0.806	0.999	
	2004	0.22 \pm 0.07	0.57 \pm 0.12	6.44	< 0.05	9.12	< 0.001	0.767	0.999	
Red-backed	2003	10.67 \pm 3.79	5.11 \pm 1.47	1.86	0.209*	3.63	< 0.01	0.472	0.832	MF ²
Vole	2004	8.44 \pm 2.64	1.78 \pm 0.27	10.45	< 0.05*	1.29	0.278	0.372	0.999	
Spruce Grouse	2002	0.02 \pm 0.01	0.05 \pm 0.03	0.57	0.473*	4.22	< 0.001	0.476	0.549	GEN ³
	2003	0.06 \pm 0.02	0.06 \pm 0.04	0.03	0.858*	4.72	< 0.001	0.487	0.050	
	2004	0.12 \pm 0.02	0.09 \pm 0.06	1.43	0.265	2.48	< 0.05	0.384	0.182	
Boreal Chickadee		0.53 \pm 0.29	0.20 \pm 0.17	1.61	0.240	1.72	0.154	0.453	0.514	MF
Brown Creeper		0.67 \pm 0.30	0.07 \pm 0.09	6.54	< 0.05*	3.42	< 0.05	0.713	0.988	MF
Northern Flicker		0.00 \pm 0.00	0.73 \pm 0.16	34.57	< 0.001	1.17	0.366	0.713	1.000	ES
Alder Flycatcher		0.00 \pm 0.00	0.47 \pm 0.22	10.11	< 0.05*	1.21	0.347	0.513	0.999	ES
Yellow-bellied Flycatcher		0.47 \pm 0.17	0.27 \pm 0.25	0.72	0.421	1.56	0.199	0.405	0.264	GEN
Gray Jay		0.40 \pm 0.32	0.27 \pm 0.25	0.18	0.681*	1.69	0.162	0.409	0.098	MF

Table 1. (continued)

Species	Mean abundance \pm SE		Treatment		Site (Treatment)		R ²	Power	Successional status
	CO	RE-3m	F _(df=1)	P	F _(df=8)	P			
Dark-eyed Junco	1.27 \pm 0.21	1.47 \pm 0.29	0.51	0.494	0.83	0.584	0.262	0.201	ES
Golden-crowned Kinglet	0.40 \pm 0.21	0.00 \pm 0.00	6.00	< 0.05*	1.00	0.466	0.412	0.999	MF
Ruby-crowned Kinglet	1.13 \pm 0.32	2.33 \pm 0.30	12.23	< 0.01	2.94	< 0.05	0.749	0.999	MF
Red-breasted Nuthatch	0.80 \pm 0.32	0.53 \pm 0.29	0.63	0.451	3.19	< 0.05	0.579	0.235	MF
White-throated Sparrow	1.00 \pm 0.27	3.67 \pm 0.38	53.33	< 0.001	0.15	0.373	0.780	1.000	GEN
Hermit Thrush	0.80 \pm 0.22	1.13 \pm 0.29	0.30	0.597	1.36	0.277	0.376	0.437	ES
Swainson's Thrush	0.47 \pm 0.17	0.53 \pm 0.38	0.11	0.747*	0.81	0.600	0.262	0.061	MF
Magnolia Warbler	0.47 \pm 0.22	1.80 \pm 0.70	5.48	< 0.05	2.36	0.058	0.613	0.978	GEN
Nashville Warbler	0.13 \pm 0.11	0.27 \pm 0.21	0.53	0.486*	1.07	0.421	0.314	0.231	ES
Yellow-rumped Warbler	1.07 \pm 0.44	0.67 \pm 0.27	0.76	0.407*	2.13	0.081	0.483	0.348	MF
Three-toed Woodpecker	0.33 \pm 0.19	0.07 \pm 0.09	2.67	0.141	1.50	0.219	0.444	0.730	MF ⁴
Winter Wren	1.27 \pm 0.32	1.13 \pm 0.29	0.16	0.700*	1.39	0.260	0.362	0.098	MF

Table 2. Habitat use models (HUMs) built for 21 species following stepwise multiple regressions under a tolerance of 0.25. Variables presented had a significant effect on abundance (suppressive variables were omitted) to simplify the table. See Appendices 1 and 2 for descriptions and abbreviations of variables.

Species	Year	Habitat use model	F _(df)	P	R ²
Snowshoe Hare	2002	0.45*D_LAKE + 0.31*E-LAKE_500 + 0.29*E-CUT_500 + 0.27*WDEB - 0.21*AGE + 0.31*TOT_ST - 0.24*Wbir_HE + 0.28*Leat_HE + 0.13*DEC_HE - 0.36*Swla_HE - 0.26*Ltea_HE	30.22 ₍₃₂₎	< 0.001	0.938
	2003	0.21*SLOPE - 0.53*ALT - 0.26*LCOV_0-50 + 0.40*LCOV_150-200 + 0.21*Wbir_ST - 0.28*Shla_HE	32.37 ₍₃₆₎	< 0.001	0.915
	2004	-0.15*E-LAKE_1000 - 0.70*AGE + 0.20*LCOV_100-150 + 0.26*VCOV1 - 0.14*TOT_ST - 0.13*Will_BA + 0.19*DEC_HE - 0.22*Swla_HE	28.29 ₍₃₃₎	< 0.001	0.918
Red-backed Vole	2003	0.81*D_MAIN + 0.44*WDEB + 0.39*PCNM_4	10.54 ₍₄₁₎	< 0.001	0.643
	2004	0.26*SLOPE + 0.39*D_ROAD + 0.37*D_LAKE + 0.27*D_STREAM - 0.29*E-CUT_250 - 0.37*SNAGS - 0.24*CON_ST + 0.23*Alnus_ST - 0.30*Bspr_BA - 0.17*PCNM_4	16.48 ₍₃₀₎	< 0.001	0.903
Spruce Grouse	2002	0.40*SLOPE - 0.41*D_CUT - 0.25*E-LAKE_1000 - 0.54*ALT + 0.73*SNAGS + 0.31*LCOV_150-200 + 0.55*VCOV2 - 0.73*TOT_ST + 0.62*Wbir_ST + 0.39*Bspr_ST + 0.59*DEC_BA - 0.28*Bfir_BA	11.68 ₍₃₃₎	< 0.001	0.821
	2003	0.27*E-LAKE_1000 - 0.50*SNAGS + 0.47*Bspr_BA	6.82 ₍₃₇₎	< 0.001	0.689
	2004	0.25*%LAKE_1000 + 1.08*VCOV2 - 0.60*CON_BA + 0.70*Wbir_BA - 0.35*Bfir_BA - 0.23*Shad_HE	13.77 ₍₃₅₎	< 0.001	0.812

Table 2. (continued)

Species	Habitat use model	F _(df)	P	R ²
Boreal Chickadee	0.70*SNAGS - 0.60*VCOV1 + 0.42*Will_ST + 0.46*Amou_ST - 0.28*Shad_BA - 0.45*Bspr_HE	7.49 ₍₁₈₎	< 0.001	0.789
Brown Creeper	1.01*D_ROAD - 0.27*E-LAKE_500 + 0.45*E-LAKE_1000 - 0.49*VCOV1 - 0.43*Bspr_ST + 0.38*DEC_HE + 0.27*Clou_HE	14.67 ₍₁₉₎	< 0.001	0.917
Northern Flicker	-0.10*SLOPE + 0.80*E-ROAD_250 + 0.16*VCOV1 + 0.39*Wbir_ST - 0.07*Will_ST + 0.30*Amou_ST - 0.17*DEC_BA - 0.11*Leat_HE + 0.15*Shla_HE + 0.14*Swla_HE	139.52 ₍₁₃₎	< 0.001	0.983
Alder Flycatcher	1.01*E-ROAD_250 + 0.19*SHEIG - 0.49_AGE - 0.82*Wbir_HE - 0.54*Shla_HE	17.12 ₍₁₆₎	< 0.001	0.922
Yellow-bellied Flycatcher	0.63*D_STREAM - 0.36*E-ROAD_250 + 0.18*SHEIG + 0.22*LCOV_0-50 - 0.62*Wbir_ST + 0.43*Bfir_ST + 0.69*DEC_BA - 0.47*Bspr_BA + 0.60*Clou_HE - 0.25*Bfir_HE	16.13 ₍₁₅₎	< 0.001	0.977
Gray Jay	-0.39*SLOPE + 0.88*ALT + 0.32*SHEIG + 0.22*Wbir_ST + 0.40*Will_BA + 0.82*DEC_HE + 0.26*Bspr_HE + 1.30*Shla_HE - 0.64*Swla_HE	14.62 ₍₁₉₎	< 0.001	0.874
Dark-eyed Junco	-1.00*SLOPE - 0.51*D_STREAM - 0.33*SNAGS - 0.50*LCOV_50-100 + 0.33*VCOV2 + 0.32*Bspr_ST + 1.16*Amou_ST - 0.25*Alnus_HE - 0.62*Bspr_HE - 0.21*Bfir_HE	13.83 ₍₁₅₎	< 0.001	0.917
Golden-crowned Kinglet	-0.11*D_MAIN - 0.13*SHEIG - 0.68*LCOV_0-50 - 0.65*LCOV_150-200 + 0.36*CON_ST + 0.25*Shad_ST + 0.27*Will_ST - 0.49*TOT_BA + 0.19*Shad_HE - 0.61*Swla_HE + 0.16*Clou_HE + 0.29*Amou_HE - 0.18*PCNM_1	95.15 ₍₁₂₎	< 0.001	0.991

Table 2. (continued)

Species	Habitat use model	F _(df)	P	R ²
Ruby-crowned Kinglet	-0.39*%LAKE_500 + 0.69*%CUT_500 - 0.64*ALT + 0.30*SHEIG + 0.21*LCOV_50-100 + 0.44*DEC_BA + 0.63*Bspr_BA - 0.42*Amou_BA - 0.13*DEC_HE + 0.18*Clou_HE	31.80 ₍₁₂₎	< 0.001	0.975
Red-breasted Nuthatch	0.24*D_CUT + 0.61*D_STREAM - 0.34*%LAKE_500 - 0.26*Alnus_ST + 0.30*Alnus_HE + 0.24*Bspr_HE + 0.43*Clou_HE	12.22 ₍₁₈₎	< 0.001	0.872
White-throated Sparrow	-0.39*SLOPE + 0.64*E-ROAD_500 + 0.49*ALT - 0.15*SNAGS + 0.17*SHEIG + 0.34*LCOV_100-150 + 0.27*Shad_ST	60.17 ₍₁₆₎	< 0.001	0.978
Hermit Thrush	-0.42*D_STREAM + 1.00*E-CUT_250 + 0.57*E-ROAD_250 - 1.07*E-ROAD_1000 - 0.44*Bfir_HE	7.35 ₍₂₃₎	< 0.001	0.657
Swainson's Thrush	0.20*%LAKE_250 - 0.48*Bspr_ST + 0.74*Shla_HE + 0.65*Swla_HE + 0.78*Bfir_HE	29.97 ₍₂₄₎	< 0.001	0.862
Magnolia Warbler	0.44*D_LAKE - 0.58*E-ROAD_250 + 0.82*E-ROAD_500 + 0.67*WDEB - 0.27*SHEIG + 0.37*DEC_ST + 0.46*Shad_HE - 0.36*Amou_HE	17.90 ₍₁₅₎	< 0.001	0.919
Nashville Warbler	-0.36*D_CUT - 0.31*%LAKE_1000 - 0.44*WDEB - 0.60*TOT_ST + 0.43*Wbir_ST + 1.20*Bfir_BA + 0.70*Amou_BA - 0.24*Shad_HE + 0.48*Clou_HE	20.63 ₍₁₃₎	< 0.001	0.960
Yellow-rumped Warbler	-0.92*D_CUT - 0.53*%LAKE_500 + 1.11*VCOV1 - 0.37*PCNM_4	5.95 ₍₁₇₎	< 0.001	0.794
Three-toed Woodpecker	0.59*SLOPE + 1.14*D_CUT + 1.30*D_MAIN + 0.22*D_STREAM - 0.83*SNAGS - 0.41*Bspr_ST + 0.20*Alnus_BA - 0.39*Bfir_BA - 0.49*Bfir_HE	17.02 ₍₁₅₎	< 0.001	0.939
Winter Wren	-0.42*SNAGS + 0.70*Wbir_BA - 0.27*Leat_HE + 0.63*Clou_HE + 0.34*Blue_HE	9.324 ₍₂₁₎	< 0.001	0.780

Table 3. Comparisons of mean values (\pm 1SE) of landscape and stand structure variables that showed significant differences between control (CO) and regenerating (RE-3m) stands following a two-way nested ANOVA or two-way nested ranked-ANOVA (P -value marked with an *) following Conover & Iman (1981).

Variable <small>(abbreviation)</small>	Mean \pm SE		Treatment effect		Site effect		R ²
	CO	RE-3m	F-ratio	P	F-ratio	P	
Landscape variables							
Distance (km) to closest							
Cutover <small>(D_CUT)</small>	1.49 \pm 0.59	0 \pm 0.00	7.23	< 0.05	201.21	< 0.001	0.987
Road <small>(D_ROAD)</small>	0.83 \pm 0.06	0.17 \pm 0.03	97.33	< 0.001	2.06	0.064	0.844
Length (m/ha) of edges caused by							
Cutover 250-m radius <small>(E-CUT_250)</small>	0.0 \pm 0.0	23.6 \pm 5.1	21.45	< 0.01 *	4.53	< 0.001	0.769
Cutover 500-m radius <small>(E-CUT_500)</small>	1.0 \pm 0.8	31.2 \pm 4.1	52.36	< 0.001 *	4.46	< 0.001	0.871
Cutover 1000-m radius <small>(E-CUT_1000)</small>	4.5 \pm 2.2	33.9 \pm 3.4	52.38	< 0.001 *	19.57	< 0.001	0.967
Roads 250-m radius <small>(E-ROAD_250)</small>	0.0 \pm 0.0	19.0 \pm 3.9	23.42	< 0.001 *	2.77	< 0.05	0.685
Roads 500-m radius <small>(E-ROAD_500)</small>	0.3 \pm 0.3	21.9 \pm 3.0	51.95	< 0.001 *	8.15	< 0.001	0.924
Roads 1000-m radius <small>(E-ROAD_1000)</small>	3.1 \pm 0.9	21.9 \pm 1.1	175.92	< 0.001	5.99	< 0.001	0.965
Proportion (%) of cutovers in a							
250-m radius <small>(%CUT_250)</small>	0.0 \pm 0.0	84.6 \pm 4.3	129.35	< 0.001 *	2.96	< 0.05	0.910
500-m radius <small>(%CUT_500)</small>	0.5 \pm 0.4	67.5 \pm 6.7	98.93	< 0.001 *	12.06	< 0.001	0.970
1000-m radius <small>(%CUT_1000)</small>	5.7 \pm 3.0	54.2 \pm 6.6	44.58	< 0.001	22.53	< 0.001	0.967

Table 3. (continued)

Variable <small>(abbreviation)</small>	Mean \pm SE		Treatment effect		Site effect		R ²
	CO	RE-3m	F-ratio	P	F-ratio	P	
Proportion (%) of forest in a							
250-m radius <small>(%FOREST_250)</small>	100.0 \pm 0.0	14.7 \pm 4.4	374.83	< 0.001 *	2.47	< 0.05	0.959
500-m radius <small>(%FOREST_500)</small>	98.6 \pm 0.9	31.0 \pm 7.3	40.96	< 0.001 *	9.62	< 0.001	0.922
1000-m radius <small>(%FOREST_1000)</small>	92.3 \pm 3.3	44.2 \pm 6.7	41.38	< 0.001	23.36	< 0.001	0.966
Stand structure variables							
Stand age (years) <small>(AGE)</small>	111.6 \pm 13.5	46.3 \pm 9.1	16.005	< 0.01	9.742	< 0.001	0.854
Diameter (cm) at breast height <small>(DBH)</small>	16.6 \pm 0.8	5.7 \pm 0.4	161.745	< 0.001	1.996	0.072	0.894
Height (m) of arborescent stems <small>(AHEIG)</small>	14.2 \pm 0.3	3.2 \pm 0.5	212.398	< 0.001 *	0.999	0.452	0.846
Height (m) of shrubby stems <small>(SHEIG)</small>	1.0 \pm 0.0	1.1 \pm 0.0	9.406	< 0.05	0.954	0.484	0.293
Lateral cover (%) between							
0-50 cm <small>(LCOV_0-50)</small>	90.1 \pm 2.0	96.6 \pm 1.1	8.165	< 0.05*	2.439	< 0.05	0.496
50-100 cm <small>(LCOV_50-100)</small>	77.4 \pm 2.1	89.7 \pm 2.7	12.775	< 0.01	2.497	< 0.05	0.565
100-150 cm <small>(LCOV_100-150)</small>	58.8 \pm 1.2	76.6 \pm 6.0	8.361	< 0.05	4.604	< 0.001	0.653
150-200 cm <small>(LCOV_150-200)</small>	74.0 \pm 6.9	56.3 \pm 1.2	6.406	< 0.05	4.037	< 0.001	0.593
Vertical cover (%) at							
1 m <small>(VCOV1)</small>	40.1 \pm 2.9	19.3 \pm 5.1	12.539	< 0.01	4.557	< 0.001	0.701
2 m <small>(VCOV2)</small>	36.4 \pm 3.1	10.8 \pm 4.8	20.563	< 0.01	5.130	< 0.001	0.786
Snag density <small>(SNAGS)</small>	10.9 \pm 2.0	2.0 \pm 0.5	26.709	< 0.001 *	1.888	0.089	0.621

Table 3. (continued)

Variable <small>(abbreviation)</small>	Mean \pm SE		Treatment effect		Site effect		R ²
	CO	RE-3m	F-ratio	P	F-ratio	P	
Basal area (m ² /ha)							
Total <small>(TOT_BA)</small>	21.82 \pm 1.78	6.68 \pm 1.87	34.428	< 0.001	2.004	0.071	0.680
Coniferous <small>(CON_BA)</small>	21.25 \pm 1.58	5.35 \pm 1.28	61.442	< 0.001	1.388	0.231	0.707
Black spruce <small>(Bspr_BA)</small>	16.83 \pm 0.72	1.64 \pm 0.49	76.562	< 0.001 *	2.206	< 0.05	0.823
Stem density (no./ha) in the 0-2 m strata							
Deciduous [†] <small>(DEC_HE)</small>	0.4 \pm 0.4	0.8 \pm 0.5	11.402	< 0.05 *	1.681	0.133	0.449
Cloudberry <small>(Clou_HE)</small>	4.2 \pm 1.1	0.0 \pm 0.0	25.336	< 0.001 *	2.714	< 0.05	0.693
Shadbush <small>(Shad_HE)</small>	1.0 \pm 0.3	0.2 \pm 0.1	5.369	< 0.05 *	2.710	0.175	0.475

[†] Young stems of mountain maple, pin cherry and willows were grouped as deciduous species (DEC_HE) in the 0-2 m stratum.

Table 4. Variance partitioning between three groups of predictors (LAND = landscape characteristics; STR = stand structure; PCNM) for 21 species for which HUMs were built using multiple regression models. All presented values refer to the proportion of adjusted R^2 explained by each group of predictors and their interactions (Legendre & Legendre 1998).

Species	Year	R^2	Adj. R^2	Single effect (%)			Interaction (%)			
				LAND	STR	PCNM	LAND* STR	LAND* PCNM	STR* PCNM	LAND* STR* PCNM
Snowshoe Hare	2002	93.8	90.7	7.6	29.1	-0.1	4.9	4.1	-0.4	54.7
	2003	91.5	88.7	10.3	30.6	0.1	-4.8	5.3	7.0	51.4
	2004	91.8	88.5	1.2	44.5	0.0	3.7	0.7	27.6	22.4
Red-backed Vole	2003	64.3	58.2	6.7	36.3	25.4	5.9	16.8	-4.2	13.2
	2004	90.3	84.6	19.8	29.2	2.2	-11.7	38.4	1.1	21.1
Spruce Grouse	2002	82.1	75.1	31.3	52.9	-1.0	-17.6	7.1	29.5	-2.3
	2003	68.9	58.8	5.0	42.5	-0.2	-0.8	13.5	29.7	10.3
	2004	81.2	75.3	26.2	61.2	-0.8	-16.3	-0.9	35.1	-4.4
Boreal Chickadee		78.9	68.4	6.6	59.8	-2.4	13.5	36.6	6.4	-20.4
Brown Creeper		91.7	85.4	31.0	44.0	-0.3	-14.7	64.3	-4.1	-20.2
Northern Flicker		99.3	98.6	19.3	16.1	0.1	-7.4	21.6	13.1	37.3
Alder Flycatcher		92.2	86.8	58.1	34.4	-0.6	-26.7	12.4	-5.0	27.5
Yellow-bellied Flycatcher		93.3	87.5	54.0	64.5	-0.9	-31.0	0.8	4.2	8.4
Gray Jay		87.4	81.4	34.6	100.0	-	-34.6	-	-	-

Table 4. (continued)

Species	R ²	Adj. R ²	Single effect (%)			Interaction (%)			
			LAND	STR	PCNM	LAND* STR	LAND* PCNM	STR* PCNM	LAND* STR* PCNM
Dark-eyed Junco	91.7	85.1	84.2	92.2	-0.2	-84.3	-1.7	-0.6	10.4
Golden-crowned Kinglet	99.1	98.1	0.6	89.3	1.1	-0.2	0.0	9.6	-0.5
Ruby-crowned Kinglet	97.5	94.5	18.1	24.8	-0.7	-9.6	60.4	-3.1	10.2
Red-breasted Nuthatch	87.2	80.0	57.8	38.8	0.0	-18.6	11.1	0.6	9.9
White-throated Sparrow	97.8	96.2	18.0	13.7	0.0	-8.6	24.9	9.4	42.7
Hermit Thrush	65.7	56.8	84.0	35.7	-	-19.8	-	-	-
Swainson's Thrush	86.2	83.3	4.5	100.0	-	-4.5	-	-	-
Magnolia Warbler	91.9	86.6	20.7	63.7	-0.7	-30.0	24.9	13.3	8.1
Nashville Warbler	96.0	91.3	9.9	79.1	-0.9	-13.2	-1.1	21.9	4.4
Yellow-rumped Warbler	79.4	66.1	45.5	51.6	9.1	-41.8	15.4	30.3	-10.0
Three-toed Woodpecker	93.9	88.6	83.8	75.1	0.1	-76.8	16.1	0.7	1.1
Winter Wren	78.0	69.7	8.4	100.0	-	-8.4	-	-	-
Means	87.3±1.9	81.7±2.4	28.7±5.2	54.2±5.2	1.3±1.2	-17.4±4.5	16.9±4.0	10.1±2.8	12.5±4.5

Appendix 1. Variables used for stepwise multiple regressions as classed into four groups of predictors: Treatment, Stand structure, Landscape and PCNM.

Predictor	Variable name and measurement unit	Abbreviation
Treatment	Treatment	TREAT
	Site nested in Treatment	SITE
Stand structure	Volume of woody debris (m ³ /ha)	WDEB
	No. of snags per ha	SNAGS
	Mean DBH of tree stems (cm)	DBH
	Mean height of arborescent stems (m)	AHEIG
	Mean height of shrubby stems (m)	SHEIG
	Mean age of arborescent stems (years)	AGE
	Mean lateral cover at 0-50 cm above ground (%)	LCOV_0-50
	Mean lateral cover at 50-100 cm above ground (%)	LCOV_50-100
	Mean lateral cover at 100-150 cm above ground (%)	LCOV_100-150
	Mean lateral cover at 150-200 cm above ground (%)	LCOV_150-200
	Vertical cover at 1 m above ground (%)	VCOV1
	Vertical cover at 2 m above ground (%)	VCOV2
	Total no. of stems (no./ha)	TOT_ST
	No. of coniferous stems (no./ha)	CON_ST
	No. of deciduous stems (no./ha)	DEC_ST
	No. of stems of species <i>x</i> (no./ha) *	Species_ST *
	Total basal area (m ² /ha)	TOT_BA
	Basal area of coniferous species (m ² /ha)	CON_BA
	Basal area of deciduous species (m ² /ha)	DEC_BA
	Basal area of species <i>x</i> (m ² /ha) *	Species_BA *
	Total no. of stems in the 0-2 m strata (no./ha)	TOT_HE
	No. of deciduous stems in the 0-2 m strata (no./ha)	DEC_HE
	No. of stems of species <i>x</i> in the 0-2 m strata (no./ha)*	Species_HE *
Landscape	Slope (%)	SLOPE
	Altitude (m)	ALT
	Mean distance to closest cutover (m)	D_CUT
	Mean distance to closest main forest road (m)	D_MAIN
	Mean distance to closest forest road (m)	D_ROAD
	Mean distance to closest lake (m)	D_LAKE
	Mean distance to closest stream (m)	D_STREAM
	Proportion of lakes in 250, 500, 1000-m radii (%)	%LAKE_Radius
	Proportion of cutovers in 250, 500, 1000-m radii (%)	%CUT_Radius
	Proportion of forest in 250, 500, 1000-m radii (%)	%FOREST_Radius
	Length of lake edges in 250, 500, 1000-m radii (m/ha)	E-LAKE_Radius
	Length of cutover edges in 250, 500, 1000-m radii (m/ha)	E-CUT_Radius
	Length of road edges in 250, 500, 1000-m radii (m/ha)	E-ROAD_Radius
PCNM	Principal Coordinates of Neighbour Matrices # <i>x</i> (from 1-5)	PCNM_No.

* Plant species with abbreviations are presented in Appendix 2.

Appendix 2. List of ligneous plant species identified in forest surveys that were abundant enough (present in more than 5% of sampling plots) to be considered in our analyses.

Species common name	Species scientific name	Abbreviation
Alder	<i>Alnus</i> spp.	Alder
American mountain ash	<i>Sorbus americana</i>	Amou
Basalm fir	<i>Abies balsamea</i>	Bfir
Black spruce	<i>Picea mariana</i>	Bspr
Blueberry	<i>Vaccinium</i> spp.	Blue
Cloudberry	<i>Rubus chamaemorus</i>	Clou
Labrador tea	<i>Ledum groenlandicum</i>	Ltea
Leatherleaf	<i>Chamaedaphne calyculata</i>	Leat
Shadbush	<i>Amelanchier</i> spp.	Shad
Sheep laurel	<i>Kalmia angustifolia</i>	Shla
Swamp laurel	<i>Kalmia polyfolia</i>	Swla
White birch	<i>Betula papyrifera</i>	Wbir
Willow	<i>Salix</i> sp.	Will

Chapitre V

MODELING THE EFFECTS OF HABITAT LOSS AND FRAGMENTATION ON FOREST BIRDS IN EASTERN CANADIAN BOREAL FORESTS ⁷

Martin-Hugues St-Laurent, Christian Dussault, Jean Ferron & Réjean Gagnon ⁸

ABSTRACT

Habitat loss and fragmentation are recognized as major threats to biodiversity. Their effects, however, are sometimes not well distinguished. Moreover, few studies have considered the influence of local-scale habitat characteristics when studying their effects. Habitat loss is recognized as the most important source of variation affecting species abundance and richness at the landscape scale, but it has received little attention at smaller scale (*i.e.* residual forest fragments). In this article, we suggest definitions of habitat loss and fragmentation to highlight differences between the two concepts and then assess, using simulations, their respective influence on the abundance of 11 bird species common in the boreal forest of eastern Canada. Habitat Use Models (HUMs) were used to calculate abundance in 11 species within 3 landscapes having each 16 different simulated patterns of habitat loss and

⁷ Manuscrit soumis à la revue *Landscape Ecology* le 24 mai 2007 et actuellement en révision.

⁸ *Contribution des co-auteurs* : Jean Ferron (directeur) et Réjean Gagnon (co-directeur) ont travaillé avec moi à la révision des versions préliminaires de ce chapitre. Christian Dussault m'a assisté dans l'élaboration du protocole de modélisation, dans la simulation des paysages et dans l'interprétation des résultats. Il a de plus participé activement à la rédaction et à la révision de cet article.

fragmentation. HUMs were elaborated in managed landscapes with known levels of habitat loss and fragmentation and contained variables of stand structure as well as landscape characteristics. In simulations, we focused on landscape variables to isolate possible effects of habitat loss and fragmentation on species abundance. Our results indicate that: 1) habitat loss had a greater influence than fragmentation on species abundance; 2) the second most important factor influencing species abundance was the spatial distribution of landscape fixed attributes (roads, lakes, streams); 3) fragmentation had a significant influence but usually explained a low proportion of variance in species abundance; and 4) species reactions to habitat loss and fragmentation sometimes differed from what we expected based on common species classifications.

RÉSUMÉ

La perte et la fragmentation d'habitat sont reconnues comme des menaces majeures à la biodiversité. Toutefois, leurs effets sont parfois confondus ; de plus, peu de travaux ont considéré l'influence des caractéristiques locales d'habitat en étudiant les impacts de ces deux processus. La perte d'habitat est connue comme la plus importante source de variation d'abondance et de richesse spécifique à l'échelle du paysage mais a reçue peu d'attention à une échelle plus fine (*i.e.* fragment de forêt résiduelle). Dans ce chapitre, nous suggérons des définitions pour la perte et la fragmentation d'habitat qui mettent en évidence les différences entre ces deux concepts. À l'aide de simulations, nous quantifions leur influence respective sur l'abondance de 11 espèces d'oiseaux communs à l'est de la forêt boréale canadienne. Des Modèles d'Utilisation d'Habitat (MUHs) ont été utilisés pour calculer l'abondance des onze espèces dans trois paysage qui présentaient chacun 16 patrons simulés de perte et de fragmentation d'habitat. Les MUHs ont été élaborés dans des

paysages exploités par la coupe forestière sous des intensités connues de perte et de fragmentation ; chaque modèle contenait des variables de structure et composition de peuplement de même que des caractéristiques du paysage. Les simulations étaient centrées sur les variables de paysage afin d'isoler les effets possibles de la perte d'habitat et de la fragmentation sur l'abondance de chaque espèce. Nos résultats montrent que : 1) la perte d'habitat a une influence plus marquée que la fragmentation sur l'abondance des espèces étudiées; 2) la distribution spatiale des attributs fixes de paysage (routes, lacs, cours d'eau) est le deuxième facteur ayant l'effet le plus important sur les abondances; 3) la fragmentation a un effet significatif mais explique généralement une plus faible proportion de variation en abondance; et 4) la réaction des espèces à la perte et la fragmentation d'habitat diffère parfois des prédictions faites selon les critères de classification usuels des espèces d'oiseaux.

INTRODUCTION

Conservation ecologists have previously identified factors potentially threatening wildlife and vegetation biodiversity (see Haila 1999 for a review). Because landscape structure is a well-known source of variation in species distribution (Villard *et al.* 1999), many studies have investigated its effects on the abundance and diversity of species in natural ecosystems (see Schmiegelow & Mönkkönen 2002 for a review). Habitat loss and fragmentation are well known landscape descriptors having great impacts on wildlife (Andrén 1994; Fahrig 1997; Schmiegelow & Mönkkönen 2002), and literature dealing with these factors is abundant (over 1,600 articles according to Fahrig 2003). Habitat loss is usually recognized as being the most important factor responsible for biodiversity decline in wildlife communities (Fahrig 2003), while habitat fragmentation has never been identified as the single cause of extinction (Simberloff 1995). However, as

exemplified by Fahrig (2003), the effects of habitat loss and fragmentation are often confounded, especially since both processes occur simultaneously (Haila 1999).

Habitat loss can be defined as the destruction of one or several habitat patches, resulting in a global decrease in the initial representation of that habitat in the landscape, concomitant to an increase in the abundance of another habitat type (often named matrix, *e.g.* cutovers, wildfires) (Haila 1999; Schmiegelow & Mönkkönen 2002). Habitat fragmentation can be defined as the breaking apart of an original large and continuous habitat patch (Fahrig 1997, 2003; Franklin *et al.* 2002). As common effects, habitat loss reduces the availability of habitats having rare or essential characteristics for a given species (Franklin *et al.* 2002), while fragmentation induces a reduction in original habitat connectivity and, consequently, an increased isolation (Haila 1999). The following statements proposed by Fahrig (1997) may help to differentiate habitat loss and fragmentation (see Figure 1 for examples): 1) habitat loss may result in biological effects if habitat modifications create a single fragment smaller than the initial one; 2) if the initial habitat patch can be split into two or more pieces and if the resulting fragments can be translocated without decreasing the total area of the original patch, biological effects are then only related to habitat fragmentation (this situation is, however, rare in nature); 3) when habitat loss and fragmentation occur simultaneously, they lead to a decrease in habitat size, an increase in the proportion of edges and in the number and isolation of residual patches. This latter situation is frequent in nature and has led to a certain degree of confusion with regard to discriminating the two concepts (Fahrig 2003).

Fahrig (1997) was the first to successfully discriminate the relative effects of habitat loss and fragmentation. Using simulations, she demonstrated that habitat loss had a greater influence than fragmentation on bird distribution and abundance, a conclusion she later confirmed when reviewing empirical studies (Fahrig 2002). Decreases in animal population sizes are frequently observed in response to habitat

loss, rendering local extinctions more likely (Andr  n 1994; Fahrig 1997; Lindenmayer *et al.* 2002). Fragmentation, however, appears to have lower and more variable effects (Trzcinski *et al.* 1999), with few if any impacts on populations (Hamel *et al.* 1993). Positive and negative effects are sometimes observed after the creation of new ecological niches, favouring species associated with open habitats (Fahrig 2002) and dividing populations into sub-populations (Andr  n 1994).

Two points deserve attention when investigating the effects of habitat loss and fragmentation. First, species responses may vary with the composition and structure of residual forest fragments (*e.g.* age, stem density) (Lee *et al.* 2002). Indeed, local habitat characteristics were found to have a great influence on habitat use of several species (mainly birds) associated with forested landscapes (Betts *et al.* 2006; St-Laurent *et al.* 2007). Few studies, however, have considered the quality of remnant habitat patches when assessing the respective effects of habitat loss and fragmentation. Second, responses to habitat loss and fragmentation are known to vary among species (McGarigal & McComb 1995; Trzcinski *et al.* 1999) with different body sizes, habitat requirements, home range areas and/or dispersal capacities (Haila 1999, 2002). On the other hand, one might expect species with similar habitat needs to react in the same way to habitat loss and fragmentation (Bender *et al.* 1998). For example, Imbeau *et al.* (2003) have recently shown that most forest-interior bird species are associated with mature forests no matter where they are found in small or in very large habitat patches, but more importantly that almost all edge species are associated with early-successional habitats when a wide range of forest age-classes are found in a given area. According to their study, interior-species' avoidance of forest edges is only related to vegetation characteristics that differ from edge to deep mature forest; some mature forest species would even be more abundant at edges than in the forest interior (Hansson 1994). Finally, Imbeau *et al.* (2003) proposed that true edge species should only be found at the fringe between two different habitats, and

that such species are quite rare in both North-American and European avian communities.

Our objective was to assess the respective effects of habitat loss and fragmentation on the abundance of several bird species in the boreal forest of eastern Canada. We used simulations to predict species abundance within residual forest fragments in a series of landscapes characterized by varying degrees of habitat loss and fragmentation. To remove potentially confounding variables, we simulated residual forest fragments and considered the distribution of fragments relative to static landscape attributes (*e.g.* lakes, roads). We hypothesized that both habitat loss and fragmentation have an important influence on species abundance, and that the two processes may act synergistically. We expected that: 1) the respective influence of habitat loss and fragmentation would vary among species but habitat loss will have a greater effect than fragmentation; 2) the fragmentation effect would decrease under high habitat loss levels; 3) the abundance of early-successional species would be positively related to habitat loss and fragmentation and; 4) the abundance of mature forest species and interior-specialists would decrease with increasing habitat loss.

METHODS

Habitat use models

We assessed the abundance of 11 bird species in simulated landscapes using habitat use models (HUMs) (Table 1) developed by St-Laurent *et al.* (2007) in the black spruce (*Picea mariana*) boreal forest, north of Lac St. Jean, Québec, Canada (50°09'N, 72°20'W). Habitat loss was caused by logging, which is widely recognized as the main forest disturbance in North America (Burton *et al.* 1999). Mature forest

stands were mainly composed of black spruce and, in decreasing importance, balsam fir (*Abies balsamea*), white birch (*Betula papyrifera*), jack pine (*Pinus banksiana*) and trembling aspen (*Populus tremuloides*). HUMs were constructed with empirical data by linking species abundance and habitat features (35 variables describing stand structure and landscape characteristics) in sites subject to habitat loss and fragmentation. Model selection was carried out using stepwise multiple regressions ($F_{0.5}$ and $F_{1.5}$; see McQuarrie & Tsai 1999 for details on stepwise multiple regression relevance in model selection) while spatial autocorrelation was considered using principal coordinates of neighbouring matrices (PCNMs) (Borcard & Legendre 2002). Such HUMs describe species-habitat relationships and were used to calculate abundances for the 11 species studied within simulated landscapes. HUMs explained 22.3 % to 75.7 % of the variation in species abundance among residual forest fragments (St-Laurent *et al.* 2007). Among variables used in HUMs, 22 described the landscape and served as measures of habitat loss and fragmentation (Table 2). These landscape variables accounted for 5.6 to 55.3 % of the variance explained in HUMs (Table 1). Data used to elaborate HUMs came from field surveys where forest bird abundance was assessed, per species, by point counts and playbacks (see St-Laurent *et al.* 2007 for more details). We classified species according to common classifications of successional status and response to edge, following Freemark & Collins (1992), Gauthier & Aubry (1995), Drapeau *et al.* (2000) and Imbeau *et al.* (2003) (see Table 3). All of the species considered are known to be good indicators of changes in boreal forest mosaics (Drapeau *et al.* 2000).

Simulated landscapes and estimation of abundances

We randomly selected three 36-km² landscapes (6,000 x 6,000 m) within the same study area where HUMs were developed. These landscapes turned out to differ in reference to forest road, lake and stream configurations (Figure 1), so we could

investigate the potential influence of static landscape attributes on species responses to habitat loss and fragmentation. We divided each landscape into nine sub-units of 2,000 x 2,000 m, and simulated, in each of these sub-units, a known pattern of habitat loss and fragmentation. We chose four contrasted levels of habitat loss (0, 50, 75 and 95 %) and five fragmentation levels (1, 2, 5, 7 and 10 residual forest fragments) to explore species responses across a habitat loss and fragmentation gradient. The 16 resulting patterns of habitat loss and fragmentation (Figure 1) were replicated in the three landscapes. Consequently, our simulations will be analyzed considering these 48 combinations as sampling units. In simulated landscapes, we assumed residual stands to be composed of mature coniferous forest and recent cutovers. Although we recognize that variables quantifying stand structure were important to the studied species (Franklin *et al.* 2002, Haila 2002; St-Laurent *et al.* 2007), only the landscape part of the HUMs was considered to calculate species abundance in simulated landscapes. Assuming the composition of residual fragments to be constant in the simulated landscapes allowed us to isolate the respective effects of habitat loss and fragmentation at the population level (Wiegand *et al.* 2005), and to avoid underestimation of stand structure effects and overestimation of landscape effects. To estimate species abundance in residual forest fragments within simulated landscapes, we randomly distributed 350 points (least common multiple for total orthogonality between fragments) in the central sub-unit of each landscape while ensuring that points were equally distributed in all residual forest fragments (Figure 1). For each of these random points, we calculated the 10 landscape variables (Table 2) and implemented the HUM equations with the resulting values of the landscape variables in order to calculate expected bird abundance for each of the 11 species at each random point. We used ArcView 3.2 and ArcGIS 9.0 (ESRI Inc., Redlands, CA) to conduct spatial analyses.

Data analyses

We used three-way ANOVAs to assess the effects of habitat loss (LOSS; fixed effect with four levels), fragmentation (FRAG; fixed effect with five levels) and replicates (LAND; random effect) on species abundance. The high number of assessment plots (350 per simulated landscape) may induce crosschecking during variable estimations and, ultimately, result in highly precise estimates of abundance, pseudoreplication during abundance assessment and underestimation of standard errors. Since we used a high number of assessment plots and that we wished to avoid pseudoreplication, we opted to correct the analysis error terms using a type IV mean square estimate structure to balance degrees of freedom correctly among factors (see *df* in Table 4) and to provide corrected standard error estimates. We performed a variance partitioning analysis for LOSS, FRAG and LAND factors and their interactions using adjusted- R^2 (Legendre & Legendre 1998). We conducted ANOVAs using the GLM procedure in SAS 8.2 and considered effects significant at $P < 0.05$.

RESULTS

Results of the GLM models using habitat loss, fragmentation and landscape replicates as predictors of species abundance were highly significant for the 11 species under study (Table 4). Models explained between 8.0 % (Hermit Thrush) and 96.5 % (Yellow-rumped Warbler) of the total variance in abundance (mean adjusted- $R^2 = 53.59 \pm 9.8 \%$). Eight species showed significant relationships between abundance and the three predictors (LOSS, FRAG, LAND). Habitat loss did not influence Hermit Thrush abundance, and habitat fragmentation did not influence Red-breasted Nuthatch abundance (Table 4, Figure 2). Neither habitat loss nor

fragmentation had an effect on Golden-crowned Kinglet abundance (Figure 2), which was only influenced by landscape. We observed significant pairwise interactions, distributed between LOSS * FRAG ($n = 6$), LOSS * LAND ($n = 5$) and FRAG * LAND ($n = 5$), while the triple interaction was significant for all species. The three species most influenced by habitat loss were White-throated Sparrow, Ruby-crowned Kinglet and Yellow-rumped Warbler who showed strong and positive relationships with this variable (Figure 2). Habitat loss had little effect on Boreal Chickadee, Red-breasted Nuthatch and Winter Wren (Figure 2). Habitat fragmentation had a strong influence on Brown Creeper, Dark-eyed Junco, Ruby-crowned Kinglet and Swainson's Thrush, while its effect on Boreal Chickadee, White-throated Sparrow, Hermit Thrush, Yellow-rumped Warbler and Winter Wren appeared weaker.

Variance partitioning demonstrated that, on average, habitat loss explained most of the variation in abundance within residual forest fragments ($49.8 \pm 8.6\%$), while landscape accounted for $31.9 \pm 12.3\%$ and habitat fragmentation for $25.1 \pm 7.5\%$ (Table 4) of the variation. Habitat loss was the factor having the greatest influence for six species: Dark-eyed Junco (52.3%), Ruby-crowned Kinglet (59.4%), Red-breasted Nuthatch (92.1%), White-throated Sparrow (81.5%), Yellow-rumped Warbler (82.0%) and Winter Wren (49.8%). Habitat fragmentation was the most important predictor for the abundance of only two species: Brown Creeper (80.2%) and Swainson's Thrush (54.5%). Static landscape attributes (*i.e.* lakes, streams and roads) were the most important variables for the three remaining species: Boreal Chickadee (96.9%), Golden-crowned Kinglet (95.8%) and Hermit Thrush (87.4%) (Table 4).

DISCUSSION

Habitat loss vs. habitat fragmentation

Habitat loss, habitat fragmentation and their interaction significantly influenced species abundance. As expected, habitat loss explained a higher proportion of variance in abundance than fragmentation. By quantifying the relative importance of habitat loss and fragmentation for species having diversified habitat requirements, our study allows us to go a step further than previous experiments that have demonstrated such a pattern at the landscape scale for a community as a whole (*e.g.* Fahrig 1997; Trzcinski *et al.* 1999). Our modelling approach allowed us to distinguish the effects of habitat loss and fragmentation and to examine individual species responses. Our results agree with McGarigal & McComb (1995) who also developed fragmentation measures for bird species that were independent from habitat loss. They concluded that, in disturbed landscapes, variations in abundance were mostly related to the intensity of habitat loss, except for some edge-associated or edge-avoiding species. Based on a literature review, Fahrig (2003) has reported that the majority of studies on vertebrate species as well as recent studies on population dynamics (Wiegand *et al.* 2005; Betts *et al.* 2006) have reached the same conclusion. A few studies have concluded either that both processes had similar effects (Villard *et al.* 1999) or that fragmentation had a greater influence (Wolff *et al.* 1997). As predicted, significant interactions between LOSS and FRAG indicate that the effects of fragmentation remain constant or decrease as habitat loss increases.

Diversity in response among species

As expected, response to habitat loss and fragmentation differed largely among species, indicating that it was necessary to study each species independently to assess the effect of habitat loss and fragmentation correctly. Similarly, Trzcinski *et al.* (1999) and Lee *et al.* (2002) reported that some species reacted mainly to habitat loss, while others responded mostly to fragmentation or were not influenced by any of the two processes (*e.g.* in our case, Yellow-rumped Warbler, Brown Creeper and Golden-crowned Kinglet).

Habitat loss vs. species successional status

As expected, most early-successional species (*i.e.* Dark-eyed Junco and White-throated Sparrow) slightly or sharply increased in abundance as habitat loss increased. Concerning the White-throated Sparrow, such a result supports the early-successional status that Drapeau *et al.* (2000) and Imbeau *et al.* (2003) provided to the species when revising bird species classifications. However, Hermit Thrush abundance did not change, probably because there was no variable related to early-successional habitats in its HUM (Table 1; see also St-Laurent *et al.* 2007 for stand structure).

Most mature forest species responded as expected with their abundance remaining relatively stable (*i.e.* Golden-crowned Kinglet, Winter Wren) or decreasing slightly (*i.e.* Boreal Chickadee, Swainson's Thrush, Red-breasted Nuthatch) within residual habitat patches when habitat loss increased. However, four mature forest species did not react as expected. Indeed, the abundance of Brown Creeper increased slightly as habitat loss increased. We observed a sharp increase between 0 and 50 % of habitat loss for Ruby-crowned Kinglet and Yellow-rumped Warbler, as their

abundance was estimated to be null at LOSS = 0 in absence of cutovers and forest roads in control landscapes. However, abundance of these species still increased between 50 and 95 % of habitat loss, maybe because of their ability to use different successional stages (see Imbeau *et al.* 1999; Thompson *et al.* 1999; Venier & Pearce 2005; Taylor & Krawchuk 2005). Moreover, as we assessed abundances within residual forest remnants only, these increases in abundance could be related to a short-term crowding effect (Andr  n 1994) or an area-sensitive behaviour (Imbeau *et al.* 2003).

Habitat fragmentation vs. species relation with edges

Dark-eyed Junco, the only edge-associated species considered here, responded positively to fragmentation, as demonstrated by Taylor & Krawchuk (2005). For this species, response to fragmentation decreased as habitat loss increased (Figure 2), suggesting that sparse forests and small openings could be preferred. In a review, Gauthier & Aubry (1995) associated Dark-eyed Junco to edges, but also to moderately open habitats. According to Imbeau *et al.* (2003), species showing such a response should be considered as being chiefly early-successional and secondly edge-interior generalists because there is no evidence that they need adjacent habitats. Indeed, Imbeau *et al.* (2003) stated that true edge-associated species are quite rare in nature. Based on our simulation, we suggest that the early-successional status of Dark-eyed Junco should be verified empirically.

Among edge-interior generalists (*i.e.* Boreal Chickadee, Ruby-crowned Kinglet, White-throated Sparrow), only Ruby-crowned Kinglet seemed to react intensively to habitat fragmentation (Figure 2). As indicated by the variance partitioning analysis, fragmentation only explained a small proportion of variation in abundance for these three species (respectively 7.3, 21.5 and 0.4 % of the explained variance). Such

tolerance to fragmentation agrees with the edge-interior generalist status of Boreal Chickadee and Ruby-crowned Kinglet (Gauthier & Aubry 1995), while it supports findings in Imbeau *et al.* (2003) that White-throated Sparrow should not be considered as an edge-associated species.

Following Imbeau *et al.* (2003), we expected habitat fragmentation to impact more severely interior-specialist species than edge-interior generalists. Indeed, Bender *et al.* (1998) reported that habitat loss and fragmentation may have a synergistic effect on interior species which may result in sharp declines in abundance. Among those species, abundance was found to decrease strongly only for Swainson's Thrush in relation to fragmentation in our simulations. Other interior species did not react as expected. Indeed, we observed a positive effect of fragmentation on the Brown Creeper, which was already found to be threatened by habitat loss (Imbeau *et al.* 1999) and fragmentation (McGarigal & McComb 1995). Although this result could be explained by a short-term crowding effect following forest operations (Andr  n 1994), it must be interpreted cautiously because landscape-related variables only explained 22.3 % of variance in the HUM of that species (see below). For the Yellow-rumped Warbler, the relatively small effect of habitat fragmentation could be related to its great plasticity in habitat use among various successional stages (Taylor & Krawchuk 2005; Venier & Pearce 2005). Finally, weaker responses to both habitat loss and fragmentation were observed for the Golden-crowned Kinglet, Red-breasted Nuthatch, Hermit Thrush and Winter Wren, all reported to be interior species inhabiting mature forest habitats (Freemark & Collins 1992; Drapeau *et al.* 2000). Our results suggest that they may be able to persist in small patches of mature forest and that their response in abundance may be related to other factors than habitat loss and fragmentation, especially static landscape attributes.

In support to Imbeau *et al.* (2003), our results show that species known to be edge-associated were indeed more related to early-successional forests or edge-

interior generalists. We also agree that both classifications based on successional status and edge preference are complementary rather than independent in fragmented forested landscapes.

The relevance of static landscape attributes

The significant triple interactions between LOSS, FRAG, and LAND (Table 4) indicated that the influence of habitat loss and fragmentation were modulated by the abundance and distribution of permanent landscape attributes, such as streams, lakes and forest roads. For three species, these static landscape attributes had an even greater effect than habitat loss and fragmentation (even some interior species such as Golden-crowned Kinglet and Hermit Thrush). On average, static landscape attributes were also more important than habitat fragmentation in explaining species abundance. These results support Mönkkönen & Reunanen's (1999) conclusion obtained by re-analyzing Andrén's (1994) data collected on 35 bird and mammal species. Indeed, they suggested that fragmentation had a stronger effect than habitat loss on abundances in forested landscapes, while habitat loss was more important in farmland landscapes and other types of environments. As suggested here, such discrepancies may result from differences in the characteristics inherent to these diverse environments. We thus suggest considering the distribution of streams, lakes, forest roads, and other potentially influential landscape attributes, in conjunction with the degree of habitat loss and habitat fragmentation, to understand species distribution in managed landscapes. We also suggest that before / after experiments should be favoured to assess changes in species abundance in relation to habitat modifications and propose that results of simulation experiments that have not taken landscape attributes into consideration should be interpreted with caution. Furthermore, we demonstrated that it is necessary to use several landscapes replicates to correctly assess the effects of habitat loss and fragmentation on wildlife abundances. Such

recommendations should also be applied in other types of simulation experiments in order to control for potential sources of bias.

Advantages, limitations and scope of our modeling approach

Our approach had the advantage of taking into account the habitat requirements of target species, because stand structure effects were considered in HUMs. Doing so allowed us to focus on landscape effects without overestimating them. Such an approach was proposed by Fahrig (1997) to correctly assess the respective influence of habitat loss and fragmentation in empirical studies. Moreover, our approach meets the five following basic requirements of a relevant habitat-loss study as recommended by McGarigal & Cushman (2002) and Lindenmayer *et al.* (2002): 1) sample size was sufficient to highlight significant relationships, 2) replicates were independent, 3) we used control landscapes, 4) we established a clear differentiation between habitat loss, fragmentation and interaction effects, and quantified their relative impact (through variance partitioning), and 5) we considered the influence of stand structure and static landscape attributes.

We studied habitat loss and fragmentation effects on several species that belong to different classifications (early-successional vs. mature forest species, and interior species vs. edge-interior generalists). We agree that the choice of species used in our models has a strong influence on the resulting community response, thus limiting the possibility for extrapolation to similar species. Species used were relatively common within managed landscapes and we consent that simulations on rare or highly vulnerable species may have revealed more contrasted reactions.

The influence of habitat loss and fragmentation in our simulations was expressed through their respective influence on landscape variables included in our HUMs, and

it is likely that other variables not included in the models are important. Confidence in our simulations must be weighted according to the explanatory power of the HUMs (*i.e.* R^2), as they explained different proportions of variance in abundance depending on species (see Table 1). Consequently, response to habitat loss and fragmentation appears more indisputable for species characterized by a HUM showing a large portion of variance explained by landscape attributes and with a high total R^2 . For such species, response to habitat loss and fragmentation patterns does not seem to be over considered.

In some simulations, we extrapolated species' responses for landscape patterns that were not available when collecting empirical data, principally the highly fragmented pattern (95 % of habitat loss with 10 fragments in the 2,000 x 2,000 m subunit), which is not usual in (or near) our study area. Although we are confident in the shape and the direction of the predicted relationships, these results should be interpreted with caution. Finally, we acknowledge that fragmentation effects were accentuated in our simulations, as we did not allow for connectivity and maximized isolation between fragments. Again, however, this methodology allowed us to emphasize contrasts between habitat loss and fragmentation.

CONCLUSION

Considering the respective effects of habitat loss and fragmentation, we agree with Fahrig's conclusion (2003) that conservation efforts should be focused on reducing habitat loss (*i.e.* logging), principally in key habitats (Haila 2002); more mature forest habitat should be preserved. As a guideline, Andrén (1994) fixed a 30 % threshold of remaining habitat under which habitat loss and fragmentation accelerate synergistically the loss of species. In a large-scale experience conducted in agricultural landscapes, Radford *et al.* (2005) demonstrated empirically that this

threshold should be increased to maintain viable populations of woodland-dependent bird species, but did not suggest a value. Further research will clarify this complex interrogation. Although its effect was generally smaller, fragmentation is more characteristic of managed than natural landscapes; consequently, we recommend to limit the fragmentation of residual forest patches to insure the maintenance of species and natural processes, especially for interior specialist species. Our simulations also suggest that the creation of a diversified landscape, in terms of configuration and size of residual forest fragments (*i.e.* according to the basis of emulation silviculture), should favour the maintenance of suitable habitats for a wide range of species (Haila 2002). Finally, at a broader scale, our simulations suggest that forest management must take into account static landscape attributes (*e.g.* lakes, streams and roads) considering their strong influence on the abundance of several species.

ACKNOWLEDGMENTS

We wish to thank L. Imbeau, F. Potvin and D. Gagnon for their involvement during the research stages of this project. We also thank A. Caron and G. Daigle for their cooperation in spatial and statistical analyses, as well as R. Proulx and L. Parrott for constructive advices in landscape characterization. Special thanks to E. Wilson and M. Huot for English revision and to M.-A. Villard, P. Drapeau, J.-P. Ouellet and C. Hins for constructive comments on earlier drafts of this manuscript. M.-H. St-Laurent was supported by scholarships from FQRNT, UQAR, UQÀM Foundation and UQAC Consortium de Recherche sur la Forêt Boréale Commerciale. This research was supported by a grant from the Action Concertée FQRNT-FRF-02.

REFERENCES

- Andr  n, H. 1994. Effect of habitat fragmentation on birds and mammals in landscapes with different proportions of suitable habitat: a review. *Oikos* **71**: 335-366.
- Bender, D. J., T. A. Contreras & L. Fahrig. 1998. Habitat loss and population decline: a meta-analysis of the patch size effect. *Ecology* **79**: 517-533.
- Betts, M. G., G. J. Forbes, A. W. Diamond & P. D. Taylor. 2006. Independent effects of habitat amount and fragmentation on songbirds in a forest mosaic: an organism-based approach. *Ecological Applications* **16**: 1076-1089.
- Borcard, D., & P. Legendre. 2002. All-scale spatial analysis of ecological data by means of principal coordinates of neighbour matrices. *Ecological Modelling* **153**: 51-68.
- Burton, P. J., D. D. Kneeshaw & K. D. Coates. 1999. Managing forest harvesting to maintain old growth in boreal and sub-boreal forests. *Forestry Chronicle* **75**: 623-631.
- Drapeau, P., A. Leduc, J.-F. Giroux, J.-P. L. Savard, Y. Bergeron & W. L. Vickery. 2000. Landscape-scale disturbances and changes in bird communities of boreal mixed-wood forests. *Ecological Monographs* **70**: 423-444.
- Fahrig, L. 1997. Relative effects of habitat loss and fragmentation on population extinction. *Journal of Wildlife Management* **61**: 603-610.
- Fahrig, L. 2002. Effect of habitat fragmentation on the extinction threshold: a synthesis. *Ecological Applications* **12**: 346-353.
- Fahrig, L. 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Reviews of Ecology and Evolution Systematic* **34**: 487-515.
- Franklin, A. B., B. R. Noon & T. L. George. 2002. What is habitat fragmentation? *Studies in Avian Biology* **25**: 20-29.

- Freemark, K., & B. Collins. 1992. Landscape ecology of birds breeding in temperate forest fragments. Pages 443-454 *In* Ecology and conservation of neotropical migrant landbirds. J. M. Hagan III & D. W. Johnston (Eds.). Smithsonian Institution Press, Washington, 609 p.
- Gauthier, J., & Y. Aubry (Eds). 1995. Les oiseaux nicheurs du Québec: Atlas des oiseaux nicheurs du Québec méridional. Association québécoise des groupes d'ornithologues, Société québécoise de protection des oiseaux, Service canadien de la faune, Environnement Canada, Montréal, 1295 p.
- Haila, Y. 1999. Islands and fragments. Pages 234-264 *In* Maintaining Biodiversity in Forest Ecosystems. M. L. Hunter Jr. (Ed.). Cambridge University Press, Cambridge, 698 p.
- Haila, Y. 2002. A conceptual genealogy of fragmentation research: from island biogeography to landscape ecology. *Ecological Applications* **12**: 321-334.
- Hamel, P. B., W. P. Smith & J. W. Wahl. 1993. Wintering bird populations of fragmented forest habitat in the central basin, Tennessee. *Biological Conservation* **64**: 107-115.
- Hansson, L. 1994. Vertebrate distributions relative to clear-cut edges in a boreal forest landscape. *Landscape Ecology* **9**: 105-115.
- Imbeau, L., J.-P. L. Savard & R. Gagnon. 1999. Comparing bird assemblages in successional black spruce stands originating from fire and logging. *Canadian Journal of Zoology* **77**: 1850-1860.
- Imbeau, L., P. Drapeau & M. Mönkkönen. 2003. Are forest birds categorised as "edge species" strictly associated with edges? *Ecography* **26**: 514-520.
- Lee, M., L. Fahrig, K. Freemark & C. J. Currie. 2002. Importance of patch scale vs. landscape scale on selected forest birds. *Oikos* **96**: 110-118.
- Legendre, P., & L. Legendre. 1998. Numerical Ecology, 2nd English edition. Elsevier, Amsterdam, 853 p.

- Lindenmayer, D. B., R. B. Cunningham, C. F. Donnelly, H. Nix & B. D. Lindenmayer. 2002. Effects of forest fragmentation on bird assemblages in a novel landscape context. *Ecological Monographs* **72**: 1-18.
- McGarigal, K., & S. A. Cushman. 2002. Comparative evaluation of experimental approaches to the study of habitat fragmentation effects. *Ecological Applications* **12**: 335-345.
- McGarigal, K., & W. C. McComb. 1995. Relationships between landscape structure and breeding birds in the Oregon coast range. *Ecological Monographs* **65**: 235-260.
- McQuarrie, A., & C.-L. Tsai. 1999. Model selection in orthogonal regression. *Statistics & Probability Letters* **45**: 341-349.
- Mönkkönen, M., & P. Reunanen. 1999. On critical thresholds in landscape connectivity: a management perspective. *Oikos* **84**: 302-305.
- Radford, J. Q., A. F. Bennett & G. J. Cheers. 2005. Landscape-level thresholds of habitat cover for woodland-dependent birds. *Biological Conservation* **124**: 317-337.
- Schmiegelow, F. K. A., & M. Mönkkönen. 2002. Habitat loss and fragmentation in dynamic landscapes: avian perspectives from the boreal forest. *Ecological Applications* **12**: 375-389.
- Simberloff, D. 1995. Habitat fragmentation and population extinction of birds. *Ibis* **137**: S105-S111.
- St-Laurent, M.-H., J. Ferron, C. Hins & R. Gagnon. 2007. Effects of residual stand structure and landscape configuration on habitat use by birds and small mammals in logged boreal forest. *Canadian Journal of Forest Research* **37**: 1298-1309.
- Taylor, P. D., & M. A. Krawchuk. 2005. Scale and sensitivity of songbird occurrence to landscape structure in a harvested boreal forest. *Avian Conservation and Ecology* **1**: 5.

- Thompson, I. D., H. A. Hagan & W. A. Montevecchi. 1999. Avian communities of mature balsam fir forests in Newfoundland: age-dependence and implications for timber harvesting. *Condor* **101**: 311-323.
- Trzcinski, M. K., L. Fahrig & G. Merriam. 1999. Independent effects of forest cover and fragmentation on the distribution of forest breeding birds. *Ecological Applications* **9**: 586-593.
- Venier, L., & J. L. Pearce. 2005. Boreal bird community response to jack pine forest succession. *Forest Ecology and Management* **217**: 19-36.
- Villard, M.-A., M. K. Trzcinski & G. Merriam. 1999. Fragmentation effects on forest birds: relative influence of woodland cover and configuration on landscape occupancy. *Conservation Biology* **13**: 774-783.
- Wiegand, T., E. Revilla & K. A. Moloney. 2005. Effects of habitat loss and fragmentation on population dynamics. *Conservation Biology* **19**: 108-121.
- Wolff, J. O., E. M. Schaubert & W. D. Edge. 1997. Effects of habitat loss and fragmentation on the behaviour and demography of gray-tailed voles. *Conservation Biology* **11**: 945-956.

Table 1. Habitat-use models (HUMs) developed to explain variation in the abundance of 11 species in residual forest patches in a study site subject to forest harvesting (St-Laurent *et al.* 2007). Original HUMs were built using variables characterizing both local habitat patches and surrounding landscape. The models presented here are submodels only including landscape variables. Rho-square (R^2) and adjusted rho square (Adj- R^2) of original HUMs are presented, followed by the proportion of the total explained variance that refers to landscape variables only (Land %EV).

Species		Landscape variables of HUM ^{a, b}	Global HUM		Land % EV
Common name	AOU code		R^2	Adj- R^2	
Boreal Chickadee	BOCH	- 1.58*D_LAKE - 1.21*D_STREAM - 44.2*PLAKE_500	0.437	0.335	50.7
Brown Creeper	BRCR	0.05*D_ROAD + 10.77*E-CUT_250	0.223	0.166	50.6
Dark-eyed Junco	DEJU	- 1.47*D_STREAM + 14.64*E-CUT_500	0.530	0.434	24.9
Golden-crowned Kinglet	GCKI	- 59.01*PLAKE_500 + 28.43*E-LAKE_250	0.623	0.506	30.4
Ruby-crowned Kinglet	RCKI	- 0.09*D_ROAD + 12.15*PCUT_250	0.645	0.589	8.5
Red-breasted Nuthatch	RBNU	0.51*D_CUT + 0.07*D_ROAD - 43.27*PLAKE_250 + 19.32*PCT_1000 + 30.24*E-ROAD_500	0.603	0.512	55.3
White-throated Sparrow	WTSP	- 2.14*D_ROAD + 38.08*PLAKE_500 - 33.66*E-LAKE_250	0.744	0.665	37.4
Hermit Thrush	HETH	- 16.66*E-LAKE_1000	0.662	0.557	5.6
Swainson's Thrush	SWTH	- 0.001*D_ROAD - 5.59*E-LAKE_250 + 4.10*E-ROAD_500 - 29.39*E-CUT_1000 + 20.78*E-ROAD_1000	0.716	0.636	11.6
Yellow-rumped Warbler	YRWA	- 1.40*D_ROAD + 17.52*PCUT_500 - 27.02*E-CUT_1000	0.715	0.599	12.7
Winter Wren	WIWR	9.57*PCUT_250 + 58.78*PLAKE_500 - 28.29*E-LAKE_250	0.757	0.674	9.1

^a Constants were removed and variables' coefficients multiplied by 1,000 to lighten the table. ^b Variable codes are presented in Table 2.

Table 2. Variables used in HUMs to model species abundance in residual forest patches in areas subject to forest harvesting (St-Laurent *et al.* 2007).

Variable name and measure units	Acronym
Distance to closest cutover (m)	D_CUT
Distance to closest forest road (m)	D_ROAD
Distance to closest lake (m)	D_LAKE
Distance to closest stream (m)	D_STREAM
Proportion of lake in 250, 500, 1000-m radius (%)	PLAKE_ <i>Radius</i>
Proportion of cutover in 250, 500, 1000-m radius (%)	PCUT_ <i>Radius</i>
Proportion of forest in 250, 500, 1000-m radius (%)	PFOR_ <i>Radius</i>
Length of lake edges in 250, 500, 1000-m radius (m/ha)	E-LAKE_ <i>Radius</i>
Length of cutover edges in 250, 500, 1000-m radius (m/ha)	E-CUT_ <i>Radius</i>
Length of road edges in 250, 500, 1000-m radius (m/ha)	E-ROAD_ <i>Radius</i>

Table 3. List of bird species used for modeling classified according to common successional status and patch use classifications following Freemark & Collins (1992)^a, Gauthier & Aubry (1995)^b, Drapeau *et al.* (2000)^c and Imbeau *et al.* (2003)^d.

Bird species			Common classifications	
Common name	Scientific name	AOU Code	Successional status	Patch use
Boreal Chickadee	<i>Poecile hudsonica</i>	BOCH	Mature forest ^c	Edge-interior generalist ^b
Brown Creeper	<i>Certhia americana</i>	BRCR	Mature forest ^{c, d}	Interior ^{a, d}
Dark-eyed Junco	<i>Junco hyemalis</i>	DEJU	Early-successional ^c	Edge-associated ^b
Golden-crowned Kinglet	<i>Regulus satrapa</i>	GCKI	Mature forest ^c	Interior ^{a, d}
Hermit Thrush	<i>Catharus guttatus</i>	HETH	Early-successional ^c	Interior ^{a, d}
Red-breasted Nuthatch	<i>Sitta canadensis</i>	RBNU	Mature forest ^c	Interior ^{a, d}
Ruby-crowned Kinglet	<i>Regulus calendula</i>	RCKI	Mature forest ^c	Edge-interior generalist ^b
Swainson's Thrush	<i>Catharus ustulatus</i>	SWTH	Mature forest ^c	Interior ^{a, d}
White-throated Sparrow	<i>Zonotrichia albicollis</i>	WTSP	Early-successional ^d	Edge-interior generalist ^d
Winter Wren	<i>Troglodytes troglodytes</i>	WIWR	Mature forest ^c	Interior ^{a, d}
Yellow-rumped Warbler	<i>Dendroica coronata</i>	YRWA	Mature forest ^c	Interior ^{a, d}

Table 4. Results of ANOVAs testing the effect of habitat loss (LOSS), habitat fragmentation (FRAG) and landscape replicate (LAND) on species abundance. Variance partitioning shows the respective proportion of the total explained variance (based on adjusted-R²) in abundance that refers to LOSS, FRAG, LAND and their interactions for the 11 species modeled (Legendre & Legendre 1998). Mean % \pm SE (at the bottom) refers to the mean proportion of variance explained (%VE) by a main effect or interactions for all studied species. See table 1 for species codes.

AOU species code	Statistic	Main effects			Interactions				Model		
		LOSS (df=3)	FRAG (df=4)	LAND (df=2)	LOSS* FRAG (df=8)	LOSS* LAND (df=6)	FRAG* LAND (df=8)	LOSS* FRAG* LAND (df=16)	F-ratio	P	Adj. R ²
BOCH	F-ratio	3.35	12.20	806.42	0.92	6.01	7.32	13.21	492.32	< 0.001	57.9
	P	0.045	< 0.0001	< 0.0001	0.523	0.002	< 0.001	< 0.0001			
	%VE	5.3	7.3	96.9	-4.9	-4.6	-4.2	4.2			
BRCR	F-ratio	76.28	257.28	12.43	99.71	3.10	1.13	7.45	366.40	< 0.001	50.6
	P	< 0.0001	< 0.0001	< 0.001	< 0.0001	0.033	0.395	< 0.0001			
	%VE	43.9	80.2	2.9	-25.2	-1.8	-1.0	1.0			
DEJU	F-ratio	582.2	182.10	591.78	162.65	6.57	2.58	3.95	424.09	< 0.001	54.2
	P	< 0.0001	< 0.0001	< 0.0001	< 0.0001	0.001	0.051	< 0.0001			
	%VE	52.3	40.9	25.0	-16.7	-1.5	-0.7	0.7			

Table 4. (continued)

AOU	Statistic	LOSS	FRAG	LAND	LOSS*	LOSS*	FRAG*	LOSS*	F-ratio	P	Adj. R²
species					FRAG	LAND	LAND	FRAG*			
code								LAND			
GCKI	F-ratio	1.86	1.94	159.84	1.08	0.90	3.44	5.59	45.73	< 0.001	11.1
	P	0.177	0.152	< 0.0001	0.427	0.521	0.017	< 0.0001			
	%VE	13.3	14.2	95.8	-12.5	-10.7	-10.5	10.5			
RCKI	F-ratio	1,377.56	402.98	13.22	25.69	0.94	0.54	8.95	1,631.75	< 0.001	82.0
	P	< 0.0001	< 0.0001	< 0.001	< 0.0001	0.494	0.808	< 0.0001			
	%VE	59.4	21.4	0.6	18.9	-0.3	-0.2	0.2			
RBNU	F-ratio	503.16	2.16	36.06	1.48	3.80	5.28	4.30	168.62	< 0.001	31.9
	P	< 0.0001	0.121	< 0.0001	0.239	0.015	0.002	< 0.0001			
	%VE	92.1	3.8	8.6	0.1	-4.6	-2.9	2.9			
WTSP	F-ratio	3,950.36	4.25	43.87	2.70	0.89	2.48	9.86	4,117.58	< 0.001	92.0
	P	< 0.0001	0.016	< 0.0001	0.044	0.526	0.058	< 0.0001			
	%VE	81.5	0.4	0.6	17.7	-0.2	-0.2	0.2			
HETH	F-ratio	2.21	5.05	72.93	0.95	2.17	2.71	7.09	32.08	< 0.001	8.0
	P	0.127	0.008	< 0.0001	0.508	0.101	0.043	< 0.0001			
	%VE	21.1	29.3	87.4	-21.0	-16.7	-16.9	16.8			

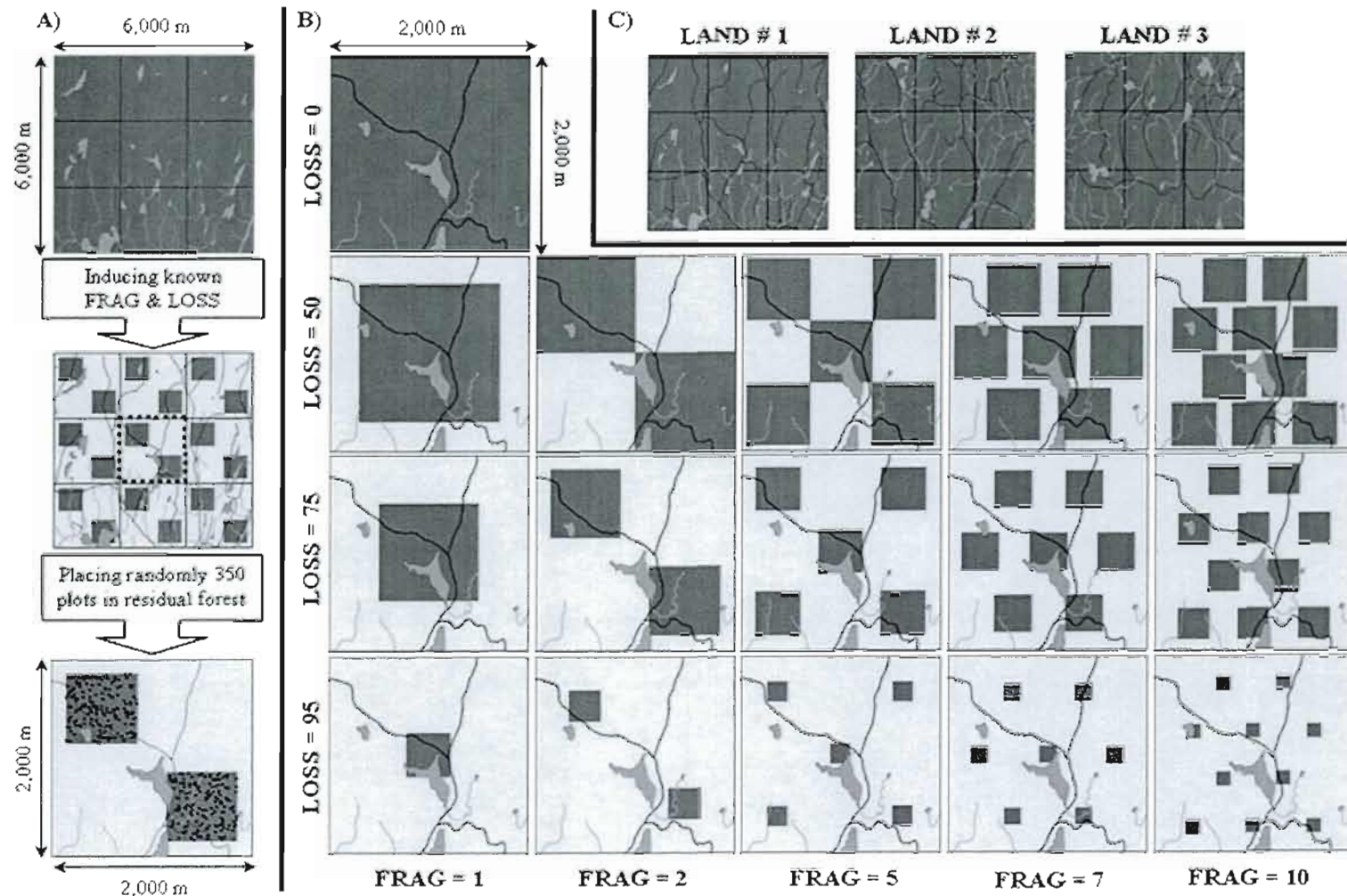
Table 4. (continued)

AOU	Statistic	LOSS	FRAG	LAND	LOSS*	LOSS*	FRAG*	LOSS*	F-ratio	P	Adj. R²
species					FRAG	LAND	LAND	FRAG*			
code								LAND			
SWTH	F-ratio	1,233.91	1,075.27	29.34	108.63	11.74	1.12	10.69	2,166.69	< 0.001	85.8
	<i>P</i>	< 0.0001	< 0.0001	< 0.0001	< 0.0001	< 0.0001	0.402	< 0.0001			
	%VE	46.7	54.5	1.6	-1.8	-1.0	-0.3	0.3			
YRWA	F-ratio	2,487.84	8.30	8.19	11.10	2.41	1.81	37.99	9,833.11	< 0.001	96.5
	<i>P</i>	< 0.0001	< 0.001	0.004	< 0.0001	0.075	0.148	< 0.0001			
	%VE	82.0	1.2	0.5	16.6	-0.4	-0.2	0.2			
WIWR	F-ratio	99.55	28.08	95.95	2.35	1.04	3.25	6.78	108.88	< 0.001	23.2
	<i>P</i>	< 0.0001	< 0.0001	< 0.0001	0.069	0.437	0.022	< 0.0001			
	%VE	49.8	22.4	31.1	2.3	-5.5	-5.2	5.2			
Mean %VE ± SE		49.8±8.6	25.1±7.5	31.9±12.3	-2.4±4.7	-4.3±1.6	-3.8±1.6	3.8±1.6			53.9±9.8

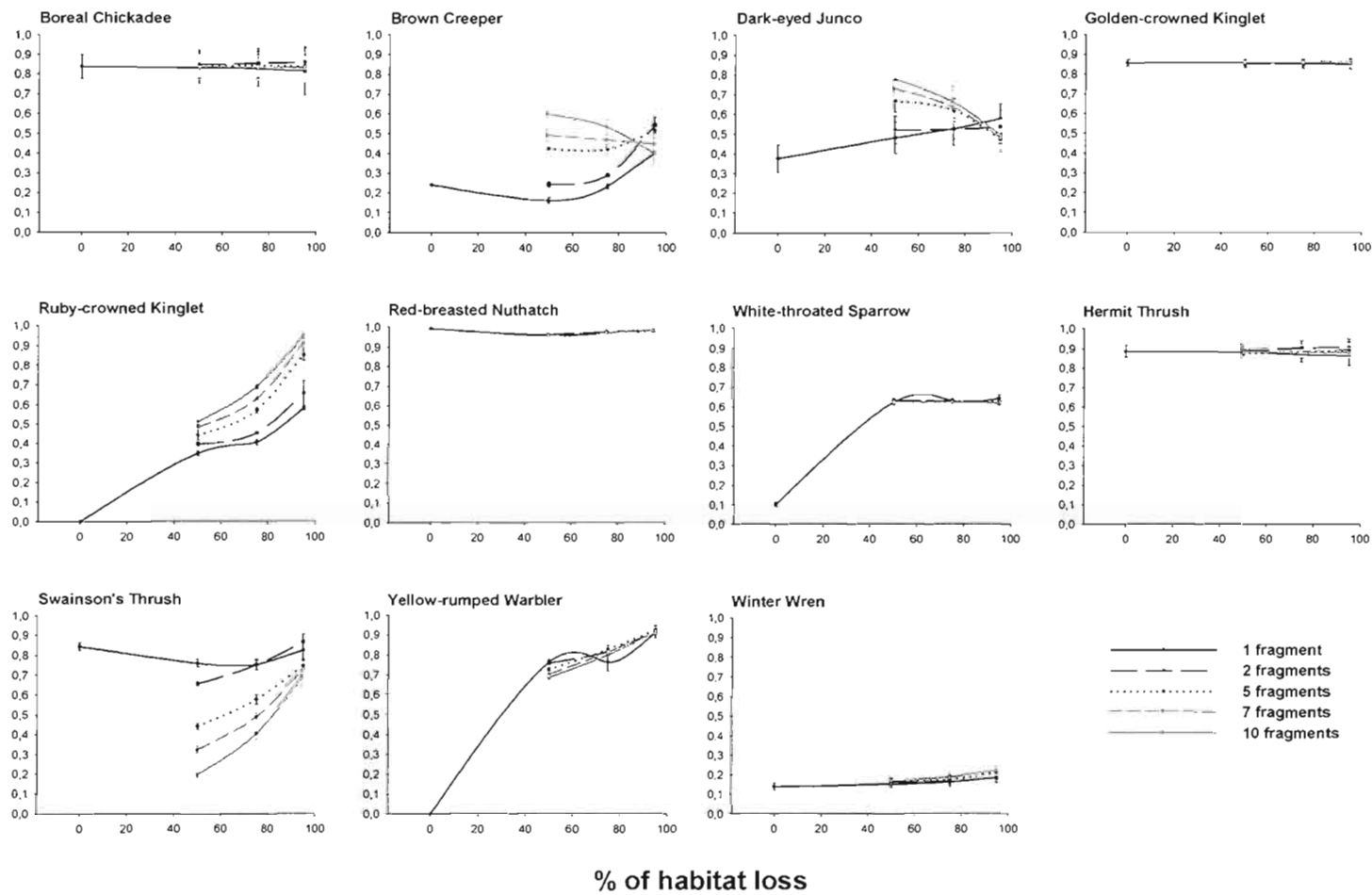
FIGURE CAPTIONS

Figure 1. Examples of habitat loss and fragmentation used in the modeling approach. A) A landscape replicate of 6,000 x 6,000 m where known intensities of habitat loss and fragmentation were simulated; 350 assessment plots were randomly placed in residual forest fragments within the central sub-unit of the landscape. B) The 16 simulated patterns used in the spatially explicit modeling. Four levels of habitat loss (0, 50, 75 and 95%) and five levels of habitat fragmentation (1, 2, 5, 7 and 10 fragments) were used. Dark grey refers to mature forest, light grey to recent cutover, medium grey to lakes, dark grey lines to forest roads and light grey lines to streams. C) The three random landscapes used as replicates, differing from each other according to the distribution of lakes, streams and forest roads.

Figure 2. Mean \pm SD standardized estimates of abundance for the 11 species modeled according to different levels of habitat loss and fragmentation. Estimates were standardized relatively to the range of values to allow comparisons among species.



Standardized estimate of abundance \pm SD



Chapitre VI

CONCLUSION GÉNÉRALE

« Une foresterie nouvelle doit voir le jour et l'on doit s'assurer de protéger une proportion de la forêt boréale pour la maintenir dans son état naturel. »⁹

RAPIDE SURVOL DE LA THÈSE

Considérer les exigences fauniques à l'intérieur des procédures d'exploitation forestière constitue une des clés de voûte de la foresterie durable, intégrative et écosystémique (Hunter 1999; Lindenmayer & Franklin 2003). Nombreuses sont les études qui se sont intéressées aux impacts de différentes méthodes de coupe ou types de dispersion de la forêt résiduelle sur la faune avec comme objectif d'améliorer la coexistence des notions d'exploitation soutenue et de conservation de la biodiversité. Ainsi, les effets de la coupe totale ont été évalués pour plusieurs espèces fauniques vertébrées en Amérique du Nord (e.g. Thompson 1988; Thompson *et al.* 1989, 1999; Courtois *et al.* 1998, 2002; Ferron *et al.* 1998; Turcotte *et al.* 2000; Fisher & Wilkinson 2005; Venier & Pearce 2005). Ces travaux ont conduit à une amélioration substantielle des modes d'exploitation forestière par l'insertion de considérations fauniques aux plans d'aménagement forestier ainsi que par la conservation de structures de forêt mature à l'intérieur d'un paysage exploité. Nombreuses sont les études qui ont caractérisé l'utilisation de structures forestières

⁹ Extrait du rapport du sous-comité de la forêt boréale, comité sénatorial permanent de l'agriculture et des forêts, Ottawa, juin 1999.

résiduelles (SFR) par divers taxons de vertébrés dans les paysages boréaux perturbés (*e.g.* Schieck *et al.* 1995; Haila 1999; Schieck & Hobson 2000; Andison 2003).

Au Québec, l'utilisation faunique de la forêt résiduelle a été quantifiée et caractérisée en fonction de différentes formes, superficies et configurations, passant des séparateurs riverains (~ 10 ha) et non riverains (~ 8 ha) aux blocs résiduels (~ 20-50 ha), (voir les synthèses de Potvin & Bertrand 2004 et de Ferron & St-Laurent 2005). Bien que plusieurs espèces semblaient en mesure de maintenir des populations à court terme dans des SFR de cette gamme de tailles (Côté & Ferron 2001; Potvin *et al.* 2001; Boulet *et al.* 2003), plusieurs travaux en sont arrivés à la conclusion que des superficies plus vastes permettraient de maintenir dans le paysage les espèces les plus sensibles à la perte de forêt mature (Darveau *et al.* 1995, 1998, 1999, 2001; Potvin *et al.* 2005; Potvin & Bertrand 2004; Ferron & St-Laurent 2005).

La présente thèse s'inscrivait donc dans le prolongement d'une réflexion sur l'étude des communautés fauniques en milieu spatialement structuré afin de mieux statuer sur les impacts de la perte et la fragmentation d'habitat, sur le potentiel de conservation des communautés fauniques vertébrées dans un paysage exploité par la coupe forestière et ce, tant à l'échelle des structures forestières résiduelles que des parterres en régénération. Les quatre sections suivantes rappellent l'essentiel des résultats, conclusions et recommandations des travaux réalisés dans le cadre des chapitres II, III, IV et V.

Approche statistique préconisée (Chapitre II)

L'étude des communautés fauniques en milieu naturel implique la notion d'autocorrélation spatiale (Legendre 1993) puisque la majorité des écosystèmes ne sont pas spatialement homogènes et présentent une structure spatiale plus ou moins

complexe (Dale 1999; Borcard & Legendre 2002). Cette structure spatiale peut et doit être prise en compte lors de l'étude des réponses en abondance d'une communauté faunique à son environnement (Liebhold & Gurevitch 2002; Legendre & Borcard 2006) puisqu'elle peut biaiser les résultats d'analyse des données (Legendre & Legendre 1998; D'Aubigny 2006) et mener à une surestimation des impacts (Dale & Fortin 2002). Le chapitre II présentait l'importance de considérer la structure spatiale des écosystèmes étudiés de même que les principales méthodes pour étudier les relations *faune – habitat*; l'approche préconisée – à savoir les coordonnées principales de matrices de voisinage (ou CPMVs) – a été explicitée et justifiée. Par la suite, considérant l'importance de décrire précisément les relations *faune – habitat* (Sallabanks *et al.* 2000), le chapitre II a présenté le débat relatif aux différentes approches de sélection de modèles en statistiques (voir Stephens *et al.* 2005, 2007; Whittingham *et al.* 2006; Lukacs *et al.* 2007) en insistant sur les forces et les faiblesses des méthodes de sélection progressive (*'stepwise selection'*) (Ludden *et al.* 1994; McQuarrie & Tsai 1999) de même que des critères théoriques d'information (*'information-theoretic criteria'*) (Burnham & Anderson 2001; Johnson & Omland 2004). Cette comparaison critique a permis d'appuyer la stratégie d'analyse utilisée dans les chapitres suivants. Finalement, la dernière partie du chapitre II a détaillé la méthode de partition de la variance telle qu'utilisée dans les chapitres III, IV et V, afin de quantifier l'amplitude des effets des variables environnementales sur les abondances des espèces à l'étude.

Utilisation de structures résiduelles mosaïques et méga-blocs (Chapitre III)

Le récent essor de nouvelles approches de dispersion de la forêt résiduelle a mené à l'implantation de la coupe en mosaïque (voir la Figure 1 de l'introduction générale), une méthode faisant actuellement office de loi au Québec (art. 74.3a; MRN 2003a), ainsi qu'à l'expérimentation de la dispersion de la forêt résiduelle sous forme

de méga-blocs, approche préconisée par Abitibi-Consolidated Inc. suite à une dérogation ministérielle obtenue en 2003 (art. 25.3; MRN 2003*b*). Par le biais des concepts de perte et de fragmentation d'habitat, le chapitre III visait à statuer sur le potentiel de conservation faunique des deux nouvelles approches de dispersion de coupe en comparaison à la forêt mature non perturbée et ce, du moins à court terme [1-3 ans après coupe, sauf en mosaïques (1-3 et 7-9 ans)]. De plus, ce chapitre s'intéressait aux variables d'habitat (tant la structure et la composition des peuplements résiduels que les caractéristiques de paysage) qui pouvaient expliquer les variations d'abondance observées pour les 15 principales espèces à l'étude. Par sa teneur appliquée et actuelle en écologie du paysage, ce chapitre s'insérait dans le grand débat relatif à la perte et à la fragmentation d'habitat, en plus de rejoindre – sur la scène régionale – un des objectifs de protection et de mise en valeur (OPMV) du gouvernement québécois, soit de « *développer et appliquer des patrons de répartition spatiale des coupes adaptés à l'écologie régionale [...]* » (MRN 2003*c*).

L'évaluation du potentiel faunique des structures forestières résiduelles (SFR) en mosaïques (85-100 ha; art. 74.3 du *RNI*; MRN 2003*a*) et en méga-blocs (250-300 ha; art. 25.3 de la *Loi sur les forêts du Québec*; MRN 2003*b*) a permis de montrer que dans ces SFR, aucune des 27 espèces étudiées ne présentait d'abondance inférieure à celle observée en forêt témoin, du moins à court terme, ce qui représente un gain notoire relativement aux précédentes configurations de forêt résiduelle (*i.e.* séparateurs et blocs résiduels). Malgré une richesse spécifique aviaire similaire entre les différents types de milieu, l'équitabilité des communautés était significativement inférieure en mosaïque par rapport à la forêt témoin et ce, en raison de la surreprésentation des espèces d'aires ouvertes en forêt perturbée. Des modèles d'utilisation d'habitat (MUH) hautement significatifs pour les 15 espèces les plus abondantes expliquaient entre 22,3 et 75,7 % des variations en abondance en plus de définir leur habitat spécifique par le biais de variables environnementales relatives tant à la structure des peuplements forestiers qu'à la configuration du paysage.

L'utilisation de la partition de la variance a permis de démontrer qu'au-delà du type de milieu fréquenté (*i.e.* mosaïques âgées ou récentes, méga-blocs et forêt témoin), la structure des peuplements (*e.g.* composition en essences, couverts de protection vertical et latéral, âge, etc.) expliquait en moyenne davantage les abondances observées dans les SFR (42,6 %) que les caractéristiques du paysage (23,2 %). Ces résultats suggèrent qu'il est impératif de considérer la qualité de la forêt résiduelle (*i.e.* structure et composition) lors de la planification forestière afin d'optimiser la conservation de la faune.

Impacts fauniques de la récolte des structures forestières résiduelles (Chapitre IV)

Fort des conclusions du précédent chapitre, la réflexion s'est poursuivie au-delà du potentiel à court terme de conservation des communautés fauniques des structures forestières résiduelles, en questionnant la réglementation adoptée dans plusieurs provinces canadiennes et qui permet la récolte des SFR dès que la régénération adjacente atteint une hauteur moyenne de 3 m [Ontario : OMNR 2001; Québec : art. 75 (MRN 2003*b*); Colombie-Britannique : art. 65 (BCMFR 2004); Alberta : art. 7.2.2.3 (ASRD 2006); au Nouveau-Brunswick, les SFR peuvent être récoltés 10 ans après la coupe (NBDNR 2005)]. Dans une optique de conservation, la question fondamentale visait à déterminer si un paysage dominé par des aires en régénération de 3 m de hauteur permettait de maintenir des abondances et une composition en espèces comparables à celles observées en forêt mature. Considérant que cette régénération vise à faciliter la recolonisation de la forêt en devenir, il était impératif de s'assurer que la récolte des SFRs ne compromettait pas les efforts de conservation préalablement investis dans la configuration de la forêt résiduelle. La démonstration du potentiel faunique de parterres de régénération en fonction d'une classe de hauteur définie n'avait été que rarement réalisée, ce à quoi vient pallier le chapitre IV.

Les résultats suggèrent que les parterres en régénération de 3 m permettent de soutenir des abondances supérieures à celles observées en forêt témoin pour 6 des 21 espèces étudiées, tandis que 12 autres espèces présentaient des abondances équivalentes entre les deux types de milieu. Toutefois, trois espèces [roitelet à couronne dorée (*Regulus satrapa*), grimpereau brun (*Certhia americana*) et campagnol à dos roux de Gapper (*Myodes gapperi*)] présentaient des abondances significativement moins élevées dans les parterres en régénération qu'en forêt témoin. Ces trois espèces sont actuellement reconnues comme des spécialistes des forêts matures fermées (Crête *et al.* 1995; Imbeau *et al.* 1999; Drapeau *et al.* 2000; Pearce & Venier 2005; Fisher & Wilkinson 2005; Venier & Pearce 2005). À titre comparatif, rappelons qu'aucune différence d'abondance n'avait été notée pour ces espèces entre la forêt résiduelle (en mosaïque ou en méga-bloc) et la forêt témoin (voir chapitre III). Ces diminutions d'abondance suggèrent que le maintien de ces espèces dans le paysage pourrait être compromis lors de la récupération des SFR et ce, malgré les actions préalables consenties pour assurer leur conservation par l'adoption de nouvelles approches de dispersion. Considérant que le campagnol à dos roux de Gapper constitue une des principales proies du réseau trophique boréal (Keinath & Hayward 2003; Cheveau *et al.* 2004; Côté *et al.* 2007), une telle diminution en abondance aurait vraisemblablement un effet négatif sur les prédateurs qui s'en alimentent.

Tout comme en forêt mature (voir chapitre III), les MUHs construits pour les 21 espèces étudiées étaient hautement significatifs, expliquaient une large part des variations en abondance (entre 64,3 et 99,1 %) et informaient sur l'habitat spécifique de ces espèces. Encore une fois, la structure des peuplements expliquait la plus grande part de variabilité en abondance (54,2 %), suivie des caractéristiques du paysage (28,7 %). L'ensemble de ces résultats suggère que des modifications doivent être apportées à la législation en vigueur dans plusieurs provinces canadiennes quant à la récolte des SFR afin d'intégrer la conservation des communautés fauniques. En

accord avec les recommandations de Venier & Pearce (2005), ce chapitre propose qu'à l'échelle d'une aire d'intervention annuelle, le maintien d'une diversité de peuplements de tous âges (et toutes hauteurs) constitue une approche prudente pour maintenir des populations fauniques viables dans un paysage forestier exploité. Dans l'optique où la récolte des SFR s'avère incontournable, il apparaît qu'elle devrait considérer la complexité de la régénération (*i.e.* structure et composition des peuplements). Toutefois, il apparaît essentiel de s'interroger sur la nécessité et la pertinence de récolter les forêts résiduelles dans les parterres en régénération dans l'optique où les pratiques actuelles conservent moins de forêt mature originale (~10 %) que retrouvé dans les parterres de feux (~20 % : limite supérieure de représentation des forêts vertes résiduelles après feux) (Drapeau & Imbeau 2006). Considérant les risques d'extinction locale de plusieurs espèces associées aux forêts dépassant l'âge d'exploitabilité (> 100 ans), conserver des forêts matures intactes tout au long de la rotation forestière constitue une précaution à considérer afin de maintenir la biodiversité faunique à l'intérieur de paysages forestiers majoritairement normalisés en faveur des jeunes stades de succession.

Quelques avancés sur la perte et la fragmentation de l'habitat (Chapitre V)

En lien avec les résultats obtenus quant à l'utilisation de différents types de structures forestières résiduelles par la faune, il était également important de statuer sur la sensibilité de plusieurs espèces à différentes intensités de perte et de fragmentation de l'habitat forestier mature. La foresterie moderne entraîne de la perte et de la fragmentation de la forêt mature, deux concepts reconnus comme des moteurs de fluctuation d'abondance et de perte de diversité faunique dans les écosystèmes forestiers (Andrén 1994; Fahrig 1997, 2003; Schmiegelow & Mönkkönen 2002). De ces deux facteurs, la perte d'habitat est d'ailleurs ciblée comme étant le principal facteur déstabilisant à l'échelle du paysage (*e.g.* Fahrig 1997; Trzcinski *et al.* 1999;

Wiegand *et al.* 2005). Bien que certaines études aient quantifié les impacts respectifs de la perte et de la fragmentation de l'habitat pour plusieurs espèces (*e.g.* McGarigal & McComb 1995; Schmiegelow *et al.* 1997; Schmiegelow & Mönkkönen 2002; Fahrig 2003; Betts *et al.* 2006), rares sont celles qui se sont intéressées à l'impact du paysage entier sur les densités observées dans les habitats résiduels.

Les simulations utilisées dans le chapitre V ont permis d'expliquer entre 8,0 et 96,5 % des fluctuations en abondance modélisées dans 16 patrons de perturbation et trois paysages théoriques pour 11 espèces d'oiseaux. Pour huit d'entre elles, tant la perte d'habitat que la fragmentation influençaient l'abondance, bien que la perte d'habitat en expliquait la majeure partie (49,8 %) comparativement à la fragmentation du paysage (25,1 %). Ces résultats concordent également avec les conclusions de plusieurs études menées à l'échelle du paysage entier (*e.g.* Meyer *et al.* 1998; Trzcinski *et al.* 1999; Drolet *et al.* 1999; Wiegand *et al.* 2005; Betts *et al.* 2006). Toutefois, les attributs statiques du paysage (*i.e.* position des lacs, rivières et chemins forestiers par rapport au fragment forestier) sont apparus comme ayant une influence marquée sur les abondances fauniques observées dans les fragments résiduels d'habitat et ont permis d'expliquer la deuxième plus grande part de variance en moyenne (31,9 %), ce qui constitue une conclusion novatrice dans le débat de la perte et de la fragmentation forestière. En effet, pour trois des espèces modélisées, la position des attributs statiques du paysage expliquait entre 87,4 et 96,9 % de la variance expliquée (Tableau 4, chapitre V). Finalement, en raison de la très grande diversité observée dans les réponses à la perte et à la fragmentation d'habitat, ces résultats démontrent l'importance de considérer les besoins spécifiques en habitat des différentes espèces étudiées.

Dans une perspective appliquée, les résultats du chapitre V suggèrent que des efforts de conservation devraient être investis en vue de réduire l'intensité de la perte d'habitat et de maintenir davantage de forêt mature dans les paysages exploités.

Puisque les espèces d'intérieur sont souvent des spécialistes de forêt mature sensibles à l'exploitation forestière, il appert que la fragmentation des habitats forestiers matures devrait également être limitée. Finalement, en raison de leur importance à expliquer les variations en abondance, les attributs statiques du paysage devraient être intégrés à la planification forestière.

LIMITES D'EXTRAPOLATION DES RÉSULTATS

Tout au long des précédents chapitres, le dispositif expérimental, le choix des approches statistiques utilisées de même que des espèces étudiées imposaient des limites quant à l'applicabilité et à l'extrapolation des résultats. Cette section présente un bref aperçu de ces contraintes et limites.

Limites induites par l'approche de sélection de modèle utilisée

Bien que fortement critiquée par les tenants des critères théoriques d'information (CMTIs; *e.g.* AIC) (Burnham & Anderson 2001, 2002), l'utilisation de la sélection progressive peut être favorisée en sélection de modèle dans un contexte univarié visant à mettre en évidence les relations entre les variables de manière descriptive (Stephens *et al.* 2005). Certaines études comparatives soulignent même sa supériorité sur l'AIC et d'autres CMTIs (Imbimbo *et al.* 1991; Ludden *et al.* 1994; McQuarrie & Tsai 1999). Toutefois, il est reconnu que la sélection progressive favorise la surparamétrisation et la surestimation des valeurs d'ajustement (Ginzburg & Jensen 2004) (voir les valeurs élevées de R^2 des MUHs des chapitres III et IV). Considérant le caractère comparatif des MUHs et de la partition de la variance dans les chapitres III, IV et V, les valeurs d'ajustement et le nombre de variables retenues doivent

d'avantage être perçus dans une perspective relative qu'absolue afin de hiérarchiser les groupes de prédicteurs étudiés.

Biais relatif à la taille du domaine vital

En forêt boréale exploitée, la création de parterres de coupe engendrera toujours une surreprésentation des habitats ouverts, des bordures et de la fragmentation. Ainsi, il ne faut pas s'inquiéter du devenir des espèces favorisées par de tels habitats, mais plutôt du maintien des espèces associées à la forêt fermée mature, surannée ou ancienne. Cette thèse ne traitait que de certaines espèces de petits mammifères et d'oiseaux forestiers, dont la plupart ont des domaines vitaux relativement restreints. Il importe donc maintenant de s'interroger sur la réaction d'espèces à plus grand domaines vitaux qui sont associées à la forêt mature fermée [*e.g.* martre d'Amérique (*Martes americana*) (Thompson 1994; Potvin *et al.* 2000), caribou des bois (*Rangifer tarandus*) (Courtois 2003; Schaefer 2003)] face 1) aux plans actuels de dispersion de la forêt résiduelle (*e.g.* la coupe en mosaïque ou en méga-blocs), 2) à la surreprésentation des forêts de début de succession à l'échelle d'une aire d'intervention annuelle (*i.e.* parterres récemment coupés ou en régénération) ou 3) d'un point de vue plus conceptuel, à la perte et à la fragmentation de l'habitat forestier mature. Les résultats de la présente thèse font état de la réaction à court terme (1-3 ans, sauf pour certaines mosaïques qui avaient entre 6-9 ans) des espèces face à la perte et à la fragmentation; il demeure essentiel de se questionner sur l'évolution des populations étudiées à plus long terme. De surcroît, les conclusions de cette thèse ne peuvent s'appliquer à l'ensemble des espèces fauniques de la forêt boréale, puisque certaines d'entre elles n'ont pas été observées en abondance suffisante pour établir des MUHs tandis que d'autres étaient probablement trop rares (ou trop fortement impactées) pour être répertoriées durant les inventaires.

Limites induites par le dispositif expérimental

Les chapitres III et IV ont fait ressortir la difficulté d'utiliser des designs expérimentaux de blocs randomisés avec peu de réplicats ($n = 5$ par traitement) lorsque la variabilité naturelle relative à la structure des peuplements est aussi importante à l'échelle des SFR étudiées (85-300 ha). Cette situation avait d'ailleurs été fréquemment rapportée dans les études à large échelle en foresterie (*e.g.* Darveau *et al.* 1995, 1998, 2001; Sallabanks *et al.* 2000; Côté & Ferron 2001; Boulet *et al.* 2003). Ce faible nombre de réplicats impliquait une puissance statistique parfois limitée qui pouvait suggérer – à tort – que certains des traitements sylvicoles étudiés n'avaient pas d'effet sur l'abondance des espèces étudiées (*i.e.* erreur de type II). La capacité d'augmentation du nombre de réplicats était toutefois fort limitée, tant en raison du taux de déboisement annuel (qui fournit les SFR) que par notre capacité d'échantillonnage sur de vastes étendues. Dans ce type d'études, puisque le nombre de réplicats disponibles s'avère souvent limité, la convergence de plusieurs études est souhaitable et pourrait permettre de valider les résultats obtenus avec peu de puissance statistique. Néanmoins, une bonne part de la variabilité associée aux fluctuations d'abondance de plusieurs espèces a été considérée en modélisant leur habitat spécifique à l'aide des modèles d'utilisation d'habitat (MUHs) construits à partir de plusieurs variables de peuplement et de paysage.

Limites induites par les fluctuations interannuelles d'abondance des espèces

Il est reconnu que l'abondance d'une population faunique peut fluctuer de manière importante sur une base interannuelle, une situation fréquemment observée pour les micromammifères (Fryxell *et al.* 1998; Stenseth 1999; Sundell *et al.* 2004), le lièvre d'Amérique (Keith 1990; Murray 2000; Krebs *et al.* 2001) et plusieurs passereaux (Franzreb & Ohmart 1978; Szaro & Balda 1979; Hejl *et al.* 1988; Maron

et al. 2005). Ainsi, n'étudier les différences d'abondance relative entre les divers types de milieu qu'à court terme (3 ans pour le lièvre et le tétras, 2 ans pour les micromammifères, 1 an pour les passereaux et les pics) limite sensiblement la capacité d'extrapoler à plus long terme sur l'impact des différents traitements de même que sur la fiabilité des modèles retenus (Whittingham *et al.* 2006), bien que cette situation soit très fréquente dans la littérature (voir Sallabanks *et al.* 2000 pour plus de détails). L'obtention de conclusions similaires à plusieurs études antérieures suggère cependant une bonne fiabilité des résultats présentés dans cette thèse.

Il est reconnu qu'utiliser l'abondance relative comme mesure descriptive de l'état d'une population ne peut être garant de la viabilité de cette population (voir Hagan *et al.* 1996; Marzluff & Sallabanks 1998). À ce niveau, des mesures relatives à la dynamique des populations sont préférables (*e.g.* survie, recrutement) (Machtans *et al.* 1996; Sallabanks *et al.* 2000), bien qu'elles soient logistiquement plus lourdes et coûteuses. Toutefois, Bock & Jones (2004) ont montré que l'abondance (ou la densité) était fortement corrélée au succès reproducteur chez les passereaux forestiers (respectivement 72 et 85 % dans les études nord-américaines et européennes), ce qui justifie l'utilisation de l'abondance comme indicateur raisonnable de réponse aux perturbations anthropiques.

Les résultats obtenus dans les chapitres III et IV constituent une base intéressante de compréhension des relations *faune – forêt*, surtout du point de vue de l'importance relative des différents groupes de prédicteurs sur les variations en abondance observées chez les différentes espèces à l'étude (une des principales raisons d'utiliser des MUHs). La comparaison du potentiel faunique des différents traitements étudiés dans ces deux chapitres montre des différences et des associations intéressantes qui devront être explorées plus en profondeur à l'aide d'indicateurs démographiques (*e.g.* succès reproducteur).

CONTRIBUTION DE CETTE THÈSE ET RÉSUMÉ DES RECOMMANDATIONS

À l'aide d'une approche expérimentale et de méthodes d'analyse variées [*e.g.* contrôle de l'autocorrélation spatiale par l'utilisation des CPMVs (voir Borcard & Legendre 2002), sélection de modèles (voir Stephens *et al.* 2005, 2007), partition de la variance (Borcard *et al.* 1992); (voir le chapitre II)], la présente thèse a permis d'évaluer l'utilisation faite par plusieurs espèces de petits mammifères et d'oiseaux forestiers de paysages forestiers boréaux exploités. En utilisant le cadre législatif québécois comme exemple, les chapitres III et IV ont permis de valider l'utilisation par plusieurs espèces fauniques de nouvelles approches de dispersion de la forêt résiduelle ainsi que leur persistance dans les paysages en régénération. D'un point de vue fondamental, ces résultats ont permis de faire avancer le débat de la perte et de la fragmentation d'habitat par le biais d'un exercice de modélisation.

Quatre principaux points ressortent de la présente thèse et pourraient être intégrées rapidement à la législation et aux pratiques d'exploitation forestière :

- 1) Par le maintien d'une plus grande superficie forestière continue présentant davantage de forêt d'intérieur, les structures forestières résiduelles en mosaïques et en méga-blocs semblent être de meilleures approches de configuration de la forêt résiduelle que les séparateurs de coupe. En conséquent, ces approches devraient être priorisées en regard de leur capacité à maintenir, en forêt résiduelle, des abondances similaires par station d'échantillonnage, en ce qui concerne plusieurs espèces de petits mammifères et d'oiseaux représentatifs de la forêt mature continue. Toutefois, comme la quantité de forêt résiduelle diffère ultimement entre les deux approches de dispersion étudiées (*i.e.* en mosaïque, ~ 50 % après la première passe de récolte, et ~ 18 % en méga-blocs; voir chapitre III) et qu'elles n'ont été évaluées qu'à court terme, ces résultats doivent être interprétés avec précaution. Des études à plus long terme devront être

effectuées, notamment après la 2^e passe de récolte en mosaïque qui ne laissera que 10 % de forêt résiduelle à l'échelle du parterre d'intervention (voir MRNF 2003a).

- 2) Les espèces ne réagissent pas toutes de la même manière à la perte et à la fragmentation de l'habitat forestier mature, étant parfois favorisées, parfois défavorisées. Cependant, la perte d'habitat constitue généralement le principal moteur de variation d'abondance. La présente thèse démontre et quantifie clairement les différences de réponse à la configuration du paysage pour plusieurs espèces. Comme les approches en mosaïques et en méga-blocs permettent de soutenir des abondances fauniques équivalentes par station d'échantillonnage pour les espèces étudiées, le chapitre III suggère qu'aucune approche de dispersion de coupe ne devrait être utilisée uniformément en forêt boréale. Le défi consiste donc à diversifier les stratégies de dispersion afin de conserver une part substantielle des forêts dans un état analogue aux forêts naturelles et anciennes du point de vue de la structure des peuplements (Burton *et al.* 1999), tout en s'inspirant des processus régionaux de perturbations naturelles (Bergeron & Harvey 1997; Bergeron *et al.* 1999; McRae *et al.* 2001). Cette approche davantage régionale d'aménagement écosystémique (*'emulation silviculture'*) basée (par exemple) sur les régimes de feux, les superficies brûlées et leur distribution dans le paysage [connus pour varier d'ouest en est au Québec (voir Stocks *et al.* 2003)], pourrait permettre à toutes les espèces de retrouver une représentation de leur habitat préférentiel à l'intérieur du paysage perturbé tout en conservant des attributs structuraux propres à la diversité forestière régionale. La diversification des stratégies d'exploitation pourrait ainsi consister en un amalgame des configurations spatiales actuellement autorisées en forêt boréale. Cependant, dans un contexte de conservation des espèces associées à la forêt fermée mature, il s'avérerait important de limiter la perte d'habitat (donc de diminuer la proportion de coupe) et de limiter la fragmentation à l'intérieur d'un

parterre d'intervention, ce qui rendrait ainsi disponible davantage de forêt d'intérieur mature et ce, de manière pérenne, pour assurer le maintien des espèces sensibles à la superficie (*i.e.* « *area-sensitive species* »).

- 3) La forêt boréale n'est pas homogène et un paysage exploité n'est pas uniquement constitué de forêt mature et de coupe récente. Les résultats des chapitres III et IV ont en effet montré une nette dominance de la structure (*e.g.* âge, essences, hauteur, couvert) des peuplements forestiers matures (continus ou résiduels) et en régénération sur les caractéristiques du paysage pour expliquer les variations d'abondance de la majorité des espèces étudiées. Dans le chapitre V, cette dominance de la structure de l'habitat a également été soulignée par la part de variation importante expliquée par la position des attributs statiques du paysage (*e.g.* routes, rivières, ruisseaux et lacs) dans la partition de la variation et ce, pour plusieurs espèces étudiées. Ainsi, les plans d'aménagement forestier devraient considérer la structure et la composition de la forêt résiduelle au même titre que la quantité laissée sur pied, en plus de moduler la distribution des opérations forestières dans le temps et l'espace. Suivant un principe de précaution, cette manière de procéder pourrait permettre, une fois la première récolte achevée, d'assurer que la représentation des divers peuplements d'un paysage exploité soit proportionnelle à celle observée dans les paysages originaux. De plus, la planification forestière devrait viser à distribuer les opérations de manière homogène relativement aux attributs statiques du paysage et éviter ainsi les patrons systématiques (*e.g.* éviter de tracer les routes principales le long des cours d'eau ou des vallées et de récolter de manière concentrée aux abords des lacs).
- 4) Bien que plusieurs espèces y aient trouvé un habitat adéquat, les parterres en régénération de 3 mètres de hauteur moyenne ne permettent pas de soutenir des abondances similaires à celles observées en forêt mature non perturbée pour

plusieurs espèces étudiées. Ainsi, l'application rigoureuse de la législation en cours au Québec (art. 75, RNI, MRN 2003a), en Ontario (OMNR 2001), en Alberta (art. 7.2.2.3, ASRD 2006) et en Colombie-Britannique (art. 65, BCMFR 2004), pourrait compromettre le maintien de certaines espèces de forêt mature dont plusieurs peuvent avoir un rôle écologique important (*e.g.* espèces proies ou spécialistes de forêt anciennes tel que démontré au chapitre IV). Dans la même optique, l'article 4.7 de la réglementation forestière du Nouveau-Brunswick (NBDNR 2005) peut également s'avérer problématique bien qu'elle ne fasse pas intervenir clairement de hauteur moyenne de peuplement mais plutôt une période de temps (*i.e.* 10 ans) suivant la coupe. Ultimement, l'application à grande échelle de telles mesures réglementaires pourrait menacer l'intégrité des communautés fauniques dans les paysages boréaux aménagés. Afin d'assurer la recolonisation future des forêts matures en devenir par des espèces de fin de succession forestière, il s'avère justifié – entre autre à la lumière des résultats de cette thèse – de moduler les articles réglementaires référant à la norme du '3 m'. Une telle modification devrait être réalisée afin de maintenir des massifs intacts de forêt mature présentant une structure verticale complexe représentative de la forêt mature et visant à répondre aux besoins des espèces de fin de succession tout au long de la période de rotation de la récolte forestière dans un paysage donné. Par précaution, une proportion de forêt mature résiduelle équivalente à ce qui est retrouvé suivant des perturbations naturelles devrait être à tout le moins conservé dans les paysages exploités [soit jusqu'à 20% dans les parterres brûlés (Drapeau & Imbeau 2006); variable selon les régions].

Cette recommandation va plus loin que la norme québécoise actuelle de maintien de 30 % de forêt de plus de 7 m à l'échelle de l'unité territoriale de référence (UTR) (art. 80 RNI; MRN 2003a). En effet, dans le territoire à l'étude, une pessière noire de 7 m issue d'une coupe ne serait âgée que de 20 à 45 ans (Morin & Gagnon 1992; Pothier & Savard 1998); à cet âge, elle ne pourrait pas

présenter une structure aussi complexe et, conséquemment, supporter une richesse spécifique et des abondances fauniques en espèces de forêt fermée aussi élevées qu'une pessière mature (~ 90 ans) ou ancienne (> 120 ans). En effet, la complexité structurale d'un peuplement forestier augmente avec l'âge (Brokaw & Lent 1999). Ce constat suggère qu'il pourrait être favorable d'étaler dans le temps le prélèvement de la forêt résiduelle. Une telle intervention induirait la récolte de certaines SFR lorsque la régénération adjacente atteindrait plus de 3 m et permettrait d'hétérogénéiser la structure forestière des peuplements futurs par la création de paysages forestiers inéquiens. Toutefois, la rétention de forêt mature résiduelle tout au long de la rotation forestière constitue une alternative de conservation davantage souhaitable (Drapeau & Imbeau 2006) du point de vue des espèces étroitement associées aux forêts dépassant l'âge d'exploitabilité.

S'INSPIRER DE LA PHILOSOPHIE ÉCOSYSTÉMIQUE

Considérant les relations observées entre la diversité biologique et la complexité des habitats (Franklin 1993; Hunter 1999), nombreuses sont les études à soutenir qu'une gestion forestière inspirée des perturbations naturelles et offrant une diversité dans la forme, la taille et l'intensité des prélèvements ligneux, pourrait assurer le maintien d'une matrice forestière structurellement complexe (Hunter 1993; Bergeron & Harvey 1997; Armstrong *et al.* 1999; Bergeron *et al.* 1999; Bergeron & Drapeau 2001; Haeussler & Kneeshaw 2003). Toutefois, cette adéquation n'est qu'en partie documentée pour la faune, et la comparaison des communautés fauniques évoluant dans des perturbations anthropiques ou naturelles nécessite davantage d'investigation.

Au Québec, ce changement d'orientation de la foresterie a déjà été amorcé par plusieurs organismes législatifs, que ce soit par le biais de projets de loi ou d'expérimentations. C'est le cas des objectifs de protection et de mise en valeur

(OPMVs) suggérés par le gouvernement québécois (MRN 2003c) et dont la concrétisation pourrait permettre d'adhérer à l'approche écosystémique. Les conclusions et recommandations issues de la présente thèse s'insèrent d'ailleurs dans la réalisation de ces OPMVs, plus particulièrement des objectifs 4, 5 et 6 traitant de conservation de la biodiversité¹⁰.

Le plan de rétablissement du caribou des bois constitue un autre exemple, du fait qu'il vise à modifier l'approche de dispersion des coupes forestières à une échelle beaucoup plus large par la création, dans le parterre d'intervention, de blocs de forêt résiduelle de 100 à 250 km², dont le remplacement dans le temps est assuré à l'intérieur de la rotation forestière (MRNFP 2005). Cette approche de dispersion s'apparente davantage à l'approche écosystémique que les modes actuels et uniformes de dispersion de la forêt résiduelle, puisqu'elle tente de s'inspirer des perturbations naturelles boréales telles que les feux forestiers, les chablis et les épidémies d'insectes (Brokaw & Lent 1999; Spies & Turner 1999; Haeussler & Kneeshaw 2003).

Finalement, les lignes guides du nouveau RNI, qui sont actuellement à l'étude au Ministère des Ressources Naturelles et de la Faune du Québec (MRNF), constitueront un virage majeur dans l'approche de récolte forestière. En effet, elles s'inspirent directement de l'approche écosystémique, en modulant le contraste des bordures de coupe par l'utilisation de coupes partielles le long des écotones, et en distribuant de manière hétérogène des parterres récoltés de forme, de superficie, d'intensité (*i.e.* coupe totale ou partielle) et de récurrence variable, à la manière du système de perturbation naturelle dominant au niveau régional (*e.g.* feux au Lac-Saint-Jean,

¹⁰ OPMV 4 : Maintenir en permanence une quantité de forêts mûres et surannées en fonction de l'écologie régionale ; OPMV 5 : Développer et appliquer des patrons de répartition spatiale des coupes adaptés à l'écologie régionale ; OPMV 6 : Protéger l'habitat des espèces menacées ou vulnérables du milieu forestier. (Tiré de MRN 2003c).

tordeuse des bourgeons d'épinette au Bas-Saint-Laurent). Beaucoup reste à faire malgré les progrès réalisés à ce jour, mais plusieurs chercheurs et unités de recherche oeuvrent actuellement à mettre sur pied une foresterie durable harmonisée avec les différentes vocations du territoire forestier et ce, partout au Canada. Plusieurs des récentes améliorations apportées au régime forestier des différentes provinces canadiennes découlent d'ailleurs de leurs travaux. À sa manière, la présente thèse aspire également à influencer le cours actuel de l'exploitation ligneuse en forêt boréale; plusieurs des résultats présentés aux chapitres III, IV et V commencent d'ailleurs à être appliqués par les deux industriels forestiers partenaires en plus d'être considérés par le MRNF dans l'évaluation et l'ajustement des lignes guides du prochain RNI ainsi que par le bureau du forestier en chef dans la mise à jour du *Manuel d'aménagement forestier*.

En conclusion, il apparaît essentiel de travailler à mieux comprendre les effets de perturbations anthropiques de l'écosystème forestier sur la faune et d'œuvrer à en atténuer les impacts négatifs. Dans un cadre d'aménagement écosystémique de la forêt boréale québécoise, les résultats de ma thèse me permettent d'avancer que la diversification des modes de configuration des interventions pourrait favoriser le maintien d'un spectre plus naturel de peuplements et de paysages que ce que génère actuellement l'exploitation forestière. Suivant le principe de précaution, cette variabilité souhaitée ne pourrait que faciliter la conservation des populations, des espèces, des communautés et des processus écologiques. Mes résultats certes, mais surtout la réflexion sous-jacente à la réalisation de ce projet, me portent à croire qu'aucune législation uniforme et restrictive, qu'elle concerne les stratégies de dispersion des coupes ou la récolte de la forêt résiduelle, ne devrait être appliquée à la totalité de la forêt boréale et qu'une modulation des approches de dispersion est nécessaire afin de prendre en compte tous les enjeux de l'exploitation forestière, qu'ils soient économiques, sociaux ou environnementaux. En continuant à développer des connaissances scientifiques, à expérimenter de nouvelles approches et à

responsabiliser les intervenants forestiers au bien fondé d'améliorer leurs méthodes, l'exploitation de la forêt boréale pourra adhérer pleinement aux principes de foresterie durable et de conservation nécessaires au maintien de l'intégrité écologique (Adamowicz & Burton 2003; Lindenmayer & Franklin 2003).

BIBLIOGRAPHIE GÉNÉRALE

- Adamowicz, W. L., & P. J. Burton. 2003. Sustainability and sustainable forest management. Pages 41-64 *In* Towards sustainable management of the boreal forest. P. J. Burton, C. Messier, D. W. Smith & W. L. Adamowicz (Eds.). National Research Press, Ottawa, 1039 p.
- Akaike, H. 1973. Information theory and an extension of the maximum likelihood principle. Pages 267-281 *In* 2nd International Symposium on Information Theory. B.N. Petrov & F. Csaki (Eds.), Budapest.
- Akaike, H. 1974. A new look at the statistical model identification. IEEE Transactions on Automatic Control AC **19**: 716-723.
- Akaike, H. 1987. Factor analysis and AIC. Psychometrika **52**: 317-332.
- Anderson, D. R., & K. P. Burnham. 2002. Avoiding pitfalls when using information-theoretic methods. Journal of Wildlife Management **66**: 912-918.
- Anderson, D. R., K. P. Burnham & W. L. Thompson. 2000. Null hypothesis testing: problems, prevalence and an alternative. Journal of Wildlife Management **64**: 912-923.
- Anderson, M. J., & N. A. Gribble. 1998. Partitioning the variation among spatial, temporal and environmental components in a multivariate data set. Australian Journal of Ecology **23**: 158-167.
- Anderson, D. W. 2003. Tactical forest planning and landscape design. Pages 433-480 *In* Towards sustainable management of the boreal forest. P. J. Burton, C. Messier, D. W. Smith & W. L. Adamowicz (Eds.). National Research Press, Ottawa, 1039 p.
- Andrén, H. 1994. Effect of habitat fragmentation on birds and mammals in landscapes with different proportions of suitable habitat: a review. Oikos **71**: 335-366.

- Andr  n, H. 1996. Population responses to habitat fragmentation: statistical power and the random sample hypothesis. *Oikos* **76**: 235-242.
- Armstrong, G. W., S. G. Cummin & W. L. Adamowicz. 1999. Timber supply implications of natural disturbance management. Pages 369-374 *In* Science and practice: sustaining the boreal forest. Proceedings of the 1999 Sustainable Forest Management Network Conference, 14-17 February 1999, Edmonton, Alberta. *Edited by* T. S. Veeman, D. W. Smith, B. G. Purdy, F. J. Salkie & G. A. Larkin. Sustainable Forest Management Network, Edmonton, Alberta.
- ASRD. 2006. Alberta timber harvest planning and operating ground rules framework for renewal. Alberta Sustainable Resource Development, Public Lands and Forests Division, Forest Management Branch, 100 p.
- Austen, M. J. W., C. M. Francis, D. M. Burke & M. S. W. Bradstreet. 2001. Landscape context and fragmentation effects on forest birds in southern Ontario. *Condor* **103**: 701-714.
- Azen, R., & D. V. Budescu. 2003. The dominance analysis approach for comparing predictors in multiple regression. *Psychological Methods* **8**: 129-148.
- BCMFR. 2004. Forest planning and practices regulation. British Columbia Ministry of Forests and Range. URL: <http://www.for.gov.bc.ca/tasb/legsregs/frpa/frparegs/forplanprac/fppr.htm>.
- B  langer, J. 2001. La coupe en mosa  que, un choix chez Alliance. *In* Tout un monde    conna  tre ! Actes du 2   Forum For  t-Faune. N. Perron, M. Plante & C. Dussault (  ds). Jonqui  re, 10-11 nov. 1999, 256 p.
- Belsley, D. A., E. Kuh & R. E. Welsch. 1980. Regression Diagnostics: Identifying Influential Data and Sources of Collinearity. John Wiley & Sons, New York, 585 p.
- Bender, D. J., T. A. Contreras & L. Fahrig. 1998. Habitat loss and population decline: a meta-analysis of the patch size effect. *Ecology* **79**: 517-533.

- Benz, F. 2000. Effets de coupes en damiers sur l'utilisation de l'habitat par la gélinotte huppée (*Bonasa umbellus*) et le lièvre d'Amérique (*Lepus americanus*) dans la sapinière à bouleau jaune. M. Sc. Thesis, University of Quebec at Rimouski, Rimouski, 72 p.
- Bergeron, Y., & B. Harvey. 1997. Basing silviculture on natural ecosystem dynamics: an approach applied to the southern boreal mixedwood forest of Quebec. *Forest Ecology and Management* **92**: 235-242.
- Bergeron, Y., & P. Drapeau. 2001. L'importance des forêts surannées et anciennes dans le maintien de la biodiversité en forêt boréale abitibienne. Ministère des Ressources Naturelles, 172 p.
- Bergeron, Y., B. Harvey, A. Leduc & S. Gauthier. 1999. Stratégies d'aménagement forestier qui s'inspirent de la dynamique des perturbations naturelles: considérations à l'échelle du peuplement et de la forêt. *Forestry Chronicle* **75**: 55-61.
- Betts, M. G., G. J. Forbes, A. W. Diamond & P. D. Taylor. 2006. Independent effects of habitat amount and fragmentation on songbirds in a forest mosaic: an organism-based approach. *Ecological Applications* **16**: 1076-1089.
- Bhansali, R. J., & D. Y. Downham. 1977. Some properties of the order of an autoregressive model selected by a generalization of Akaike's FPE criterion. *Biometrika* **64**: 547-551.
- Bibby, C. J., N. D. Burgess & D. A. Hill. 1992. *Bird Census Techniques*. Academic Press Inc., San Diego, 257 p.
- Blondel, J., C. Ferry & B. Frochot. 1970. Méthode des Indices Ponctuels d'Abondance (IPA) ou des relevés d'avifaune par stations d'écoute. *Alauda* **38**: 55-70.
- Blondel, J., C. Ferry & B. Frochot. 1981. Point counts with unlimited distance. *Studies in Avian Biology* **6**: 414-420.
- Bock, C. E., & Z. F. Jones. 2004. Avian habitat evaluation: should counting birds count? *Frontiers in Ecology and the Environment* **2**: 403-410.

- Borcard, D. 2002. Régression et corrélations multiples et partielles : r^2 partiel, contribution et fraction [a]. Université de Montréal, notes du cours *Biostatistique II* (BIO 2042), 8 p.
URL : <http://biol10.biol.umontreal.ca/BIO2042/r2partiel.pdf>.
- Borcard, D., & P. Legendre. 2001. SpaceMaker 2 software. University of Montreal, Department of Biological Sciences.
- Borcard, D., & P. Legendre. 2002. All-scale spatial analysis of ecological data by means of principal coordinates of neighbour matrices. *Ecological Modelling* **153**: 51-68.
- Borcard, D., P. Legendre & P. Drapeau. 1992. Partialling out the spatial component of ecological variation. *Ecology* **73**: 1045-1055.
- Borcard, D., P. Legendre, C. Avois-Jacquet & H. Tuomisto. 2004. Dissecting the spatial structure of ecological data at multiple scales. *Ecology* **85**: 1826-1832.
- Boulet, M., M. Darveau & L. Bélanger. 2003. Nest predation and breeding activity of songbirds in riparian and nonriparian black spruce strips of central Quebec. *Canadian Journal of Forest Research* **33**: 922-930.
- Boulinier, T., J. D. Nichols, J. E. Hines, J. R. Sauer, C. H. Flather & K. H. Pollock. 2001. Forest fragmentation and bird community dynamics: inference at regional scales. *Ecology* **82**: 1159-1169.
- Bourgeois, L., D. Kneeshaw, L. Imbeau, N. Bélanger, S. Yamasaki & S. Brais. 2007. How do Alberta's, Ontario's and Quebec's forest operation laws respect ecological sustainable forest management criteria in the boreal forest? *Forestry Chronicle* **83**: 61-71.
- Bouthillier, L., & C. Guertin. 1997. Les conditions d'établissement des forêts communautaires au Québec. Pages 203-217 *In* Action collective et décentralisation : tendances et débats en développement régional. S. Côté, J. L. Klein & M.-U. Proulx (Éds.). GRIDEQ-GRIR, Presses de l'Université du Québec à Rimouski, Rimouski, 254 p.

- Boutin, S., & D. Hebert. 2002. Landscape ecology and forest management: developing an effective partnership. *Ecological Applications* **12**: 390-397.
- Bowman, J., G. Forbes & T. Dilworth. 2000. The spatial scale of variability in small-mammal populations. *Ecography* **23**: 328-334.
- Bowman, J., D. Sleep, G. Forbes & M. Edwards. 2000. The association of small mammals and coarse woody debris at log and stand scales. *Forest Ecology and Management* **129**: 119-124.
- Bozdogan, H. 1987. Model selection and Akaike's information criterion (AIC): the general theory and its analytical extensions. *Psychometrika* **52**: 345-370.
- Bozdogan, H. 2000. Akaike's information criterion and recent developments in information complexity. *Journal of Mathematical Psychology* **44**: 62-91.
- Bray, R. J., & J. T. Curtis. 1957. An ordination of the upland forest communities of southern Wisconsin. *Ecological Monographs* **27**: 325-349.
- Brind'Amour, A. D. Boisclair, P. Legendre & D. Borcard. 2005. Multiscale spatial distribution of a littoral fish community in relation to environmental variables. *Limnology and Oceanography* **50**: 465-479.
- Brokaw, N. V. L., & R. A. Lent. 1999. Vertical structure. Pages 373-399 *In* Maintaining Biodiversity in Forest Ecosystems. M. L. Hunter Jr. (Ed.). Cambridge University Press, Cambridge, 698 p.
- Bunnell, F. L. 1999. Foreword: let's kill a panchreston giving fragmentation meaning. Pages vii-xiii *In* Forest wildlife and fragmentation: management implications. J. A. Rochelle, L. A. Lehman & J. Wisniewski (Eds). Boston Library of Congress, Boston, 322 p.
- Burnham, K. P., & D. R. Anderson. 2001. Kullback-Leibler information as a basis for strong inference in ecological studies. *Wildlife Research* **28**: 111-119.

- Burnham, K. P., & D. R. Anderson. 2002. Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach. 2nd edition. Springer-Verlag, New York, 488 p.
- Burton, P. J., D. D. Kneeshaw & K. D. Coates. 1999. Managing forest harvesting to maintain old growth in boreal and sub-boreal forests. *Forestry Chronicle* **75**: 623-631.
- Burton, P. J., C. Messier, G. F. Weetman, E. E. Prepas, W. L. Adamowicz & R. Tittler. 2003. The current state of boreal forestry and the drive for change. Pages 1-40 *In* Towards sustainable management of the boreal forest. P. J. Burton, C. Messier, D. W. Smith & W. L. Adamowicz (Eds.). National Research Press, Ottawa, 1039 p.
- Canadian Council on Ecological Area (CCEA). 2002. Some quantitative environmental and socioeconomic characteristics of Canada's terrestrial ecozones. URL: <http://www.ccea.org/ecozones/quant.html>.
- Canadian Council of Forest Ministers (CCFM). 1998. National forest strategy 1998-2003: sustainable forests, a Canadian commitment. Canadian Council of Forest Ministers, Ottawa, Ontario, 47 p.
- Cavitt, J. F., & T. E. Martin. 2002. Effects of forest fragmentation on brood parasitism and nest predation in eastern and western landscapes. Pages 73-80 *In* Effects of habitat fragmentation on birds in Western landscapes: contrasts with paradigms from the Eastern United States. T. L. George & D. S. Dobkin (Eds.). Camarillo, California, 270 p.
- Chatfield, C. 1995. Model uncertainty, data mining and statistical inference. *Journal of the Royal Statistical Society Series A* **158**: 419-466.
- Cheveau, M., P. Drapeau, L. Imbeau & Y. Bergeron. 2004. Owl winter irruptions as an indicator of small mammal population cycles in the boreal forest of eastern North America. *Oikos* **107**: 190-198.
- Cohen, J. 1994. The Earth is round ($p < .05$). *American Psychologist* **49**: 997-1003.

- Cohen, J., & P. Cohen. 1983. Applied multiple regression/correlation analysis for the behavioural sciences. Erlbaum, Mahwah, New Jersey, USA.
- Conover, W. J., & R. L. Iman. 1981. Rank transformation as a bridge parametric and nonparametric statistics. *American Statistician* **35**: 124-132.
- Côté, M., & J. Ferron. 2001. Short-term use of different forest structures by three sciurids species in a clear-cut boreal landscape. *Canadian Journal of Forest Research* **31**: 1805-1815.
- Côté, M., J. Ferron & R. Gagnon. 2003. Impact of seed and seedling predation by small rodents on early regeneration establishment of black spruce. *Canadian Journal Forest Research* **33**: 2362-2371.
- Côté, M., J. Ibarzabal, M.-H. St-Laurent, J. Ferron & R. Gagnon. 2007. Age-dependent response of migrant and resident *Aegolius* owl species to small rodent population fluctuations in the eastern Canadian boreal forest. *Journal of Raptor Research*, *In press*.
- Coulombe, G., J. Huot, J. Arseneault, É. Bause, J.-T. Bernard, A. Bouchard, M.-A. Liboiron & G. Szaraz. 2004. Commission d'étude sur la gestion de la forêt publique québécoise. Bibliothèque nationale du Québec, Québec, 305 p.
- Courtois, R. 2003. La conservation du caribou forestier dans un contexte de perte d'habitat et de fragmentation du milieu. Thèse de doctorat, Université du Québec à Rimouski, Rimouski, 350 p.
- Courtois, R., J.-P. Ouellet & B. Gagné. 1998. Characteristics of cutovers used by moose (*Alces alces*) in early winter. *Alces* **34**: 210-211.
- Courtois, R., C. Dussault, F. Potvin & G. Daigle. 2002. Habitat selection by moose (*Alces alces*) in clear-cut landscapes. *Alces* **38**: 177-192.

- Crête, M., B. Drolet, J. Huot, M.-J. Fortin & G. J. Doucet. 1995. Chronoséquence après feu de la diversité de mammifères et d'oiseaux forestiers au nord de la forêt boréale québécoise. *Canadian Journal of Forest Research* **25**: 1509-1518.
- Cushman, S. A., & K. McGarigal. 2002. Hierarchical, multiscale decomposition of species-environment relationships. *Landscape Ecology* **17**: 637-646.
- Cushman, S. A., & K. McGarigal. 2004. Patterns in the species-environment relationship depend on both scale and choice of response variables. *Oikos* **105**: 117-124.
- Cusson, M., M.-H. St-Laurent, J. Ferron & A. Caron. 2001. Utilisation à court terme de trios types de forêt résiduelle par le Lièvre d'Amérique (*Lepus americanus*) en forêt boréale. Rapport technique, Université du Québec à Rimouski, Ministère des Ressources Naturelles du Québec, Société de la faune et des parcs du Québec, Rimouski, 82 p.
- Dale, M. R. T. 1999. Spatial pattern analysis in plant ecology. Cambridge University Press, Cambridge, 326 p.
- Dale, M. R. T., & M.-J. Fortin. 2002. Spatial autocorrelation and statistical tests in ecology. *Écoscience* **9**: 162-167.
- Dale, M. R. T., P. Dixon, M.-J. Fortin, P. Legendre, D. E. Myers & M. S. Rosenberg. 2002. Conceptual and mathematical relationships among methods for spatial analysis. *Ecography* **25**: 558-577.
- Darveau, M., P. Beauchesne, L. Bélanger, J. Huot & P. Larue. 1995. Riparian forest strips as habitat for breeding birds in boreal forest. *Journal of Wildlife Management* **59**: 67-78.
- Darveau, M., J. Huot & L. Bélanger. 1998. Riparian forest strips as habitat for snowshoe hare in boreal balsam fir forest. *Canadian Journal of Forest Research* **28**: 1494-1500.
- Darveau, M., M. Boulet & L. Bélanger. 1999. Wildlife use of landscapes resulting from different management strategies in the boreal black spruce forest. *The Landscape*

- Structure and Biodiversity Project (LSBP): Avian response. SFM Network Project: Project report 1999-29, 19 p.
- Darveau, M., P. Labbé, P. Beauchesne, L. Bélanger & J. Huot. 2001. The use of riparian forest strips by small mammals in a boreal balsam fir forest. *Forest Ecology and Management* **143**: 95-104.
- D'Aubigny, G. 2006. Dépendance spatiale et autocorrélation. Pages 17-45 *In* *Analyses statistiques de données spatiales*. J.-J. Droesbeke, M. Lejeune & G. Saporta (Eds.). Paris.
- De Bellefeuille, S., L. Bélanger, J. Huot & A. Cimon. 2001. Clear-cutting and regeneration practices in Quebec boreal balsam fir forest: effects on snowshoe hare. *Canadian Journal of Forest Research* **31**: 41-51.
- Debinski, D. M., & R. D. Holt. 2000. A survey and overview of habitat fragmentation experiments. *Conservation Biology* **14**: 342-355.
- Derksen, S., & H. J. Keselman. 1992. Backward, forward and stepwise automated subset selection algorithms: frequency of obtaining authentic and noise variables. *British Journal of Mathematical and Statistical Psychology* **45**: 265-282.
- DesRochers, A., & R. Gagnon. 1997. Is ring count at ground level a good estimation of black spruce age? *Canadian Journal of Forest Research* **27**: 1263-1267.
- Drapeau, P., & L. Imbeau. 2006. Conséquences et risques potentiels inhérents à la récolte des forêts résiduelles laissées depuis 1988 au sein de grands parterres de coupe pour la faune associée aux forêts matures. Avis scientifique présenté à la direction de l'aménagement de la faune de l'Abitibi-Témiscamingue, Ministère des Ressources Naturelles et de la Faune. 35 p.
- Drapeau, P., A. Leduc, J.-F. Giroux, J.-P. L. Savard, Y. Bergeron & W. L. Vickery. 2000. Landscape-scale disturbances and changes in bird communities of boreal mixed-wood forests. *Ecological Monographs* **70**: 423-444.

- Drapeau, P., A. Nappi, J.-F. Giroux, A. Leduc & J.-P. L. Savard. 2002. Distribution patterns of birds associated with snags in natural and managed eastern boreal forests. Pages 193-205 *In* Ecology and Management of Dead Wood in Western Forests. B. Laudenslayer, W. F. Laudenslayer Jr., P. J. Shea, B. E. Valentine, C. P. Weatherspoon & T. E. Lisle (Tech. Coord.). USDA Forest Service General Technical Report PSW-GTR 181. USDA Forest Service Pacific Southwest Research Station, Albany, CA.
- Dray, S., P. Legendre & P. R. Peres-Neto. 2006. Spatial modelling: a comprehensive framework for principal coordinate analysis of neighbour matrices (PCNM). *Ecological Modelling* **196**: 483-493.
- Drolet, B., A. Desrochers & M.-J. Fortin. 1999. Effects of landscape structure on nesting songbird distribution in a harvested boreal forest. *Condor* **101**: 699-704.
- Dussault, C., R. Courtois & J. Ferron. 1998. Impact à court terme d'une coupe avec protection de la régénération sur la gélinotte huppée (*Bonasa umbellus*) en forêt boréale. *Canadian Journal of Forest Research* **28**: 468-477.
- Dutilleul, P. 1993. Spatial heterogeneity and the design of ecological field experiments. *Ecology* **74**: 1646-1658.
- Dutilleul, P. 1998. Incorporating scale in ecological experiments: study design. Pages 369-386 *In* Ecological scale: theory and applications. D. L. Peterson & V. T. Parker (Eds.). Columbia University Press, New York, NY, USA.
- Earn, D. J., S. A. Levin & P. Rohani. 2000. Coherence and conservation. *Science* **290**: 1360-1364.
- Eberhardt, L. L. 2003. What should we do about hypothesis testing? *Journal of Wildlife Management* **67**: 241-247.
- Ecke, F., O. Löfgren, B. Hörnfeldt, U. Eklund, P. Ericsson & D. Sörlin. 2001. Abundance and diversity of small mammals in relation to structural habitat factors. *Ecological Bulletins* **49**: 165-171.

- Ecke, F., O. Löfgren & D. Sörlin. 2002. Population dynamics of small mammals in relation to forest age and structural habitat factor in northern Sweden. *Journal of Applied Ecology* **39**: 781-792.
- Ellison, A. M. 2004. Bayesian inference in ecology. *Ecology Letters* **7**: 509-520.
- ESRI. 1997. ArcView 3.2a. Environment System Research Institute Inc. Redlands, USA.
- ESRI. 2002. ArcGIS 8.3. Environment System Research Institute Inc. Redlands, USA.
- ESRI. 2004. ArcGIS 9.0. Environment System Research Institute Inc. Redlands, USA.
- Etcheverry, P., J.-P. Ouellet & M. Crête. 2005. Response of small mammals to clear-cutting and precommercial thinning in mixed forests of southeastern Quebec. *Canadian Journal of Forest Research* **35**: 2813-2822.
- Fahrig, L. 1997. Relative effects of habitat loss and fragmentation on population extinction. *Journal of Wildlife Management* **61**: 603-610.
- Fahrig, L. 2002. Effect of habitat fragmentation on the extinction threshold: a synthesis. *Ecological Applications* **12**: 346-353.
- Fahrig, L. 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Reviews of Ecology and Evolution Systematic* **34**: 487-515.
- Fahrig, L., & G. Merriam. 1994. Conservation of fragmented populations. *Conservation Biology* **8**: 50-59.
- Ferron, J., & J.-P. Ouellet. 1992. Daily partitioning of summer habitat and use of space by the snowshoe hare in southern boreal forest. *Canadian Journal of Zoology* **70**: 2178-2183.
- Ferron, J., & M.-H. St-Laurent. 2005. Importance de la forêt résiduelle pour conserver les communautés fauniques dans des paysages boréaux perturbés par la coupe forestière. *VertigO* **6**: 1-8 p.

- Ferron, J., F. Potvin & C. Dussault. 1998. Short-term effects of logging on snowshoe hares in the boreal forest. *Canadian Journal of Forest Research* **28**: 1335-1343.
- Fisher, R. A. 1926. The arrangement of field experiments. *Journal of the Ministry of Agriculture* **33**: 503-513.
- Fisher, J. T., & L. Wilkinson. 2005. The response of mammals to forest fire and timber harvest in the North American boreal forest. *Mammal Review* **35**: 51-81.
- Flack, V. F., & P. C. Chang. 1987. Frequency of selecting noise variables in subset regression analysis: a simulation study. *American Statistician* **41**: 84-86.
- Forman, R. T. T. 1995. *Land mosaics: the ecology of landscapes and regions*. Cambridge University Press, Cambridge, 349 p.
- Fortin, M.-J. 1999. Spatial statistics in landscape ecology. Pages 253-279 *In* *Landscape ecological analysis: issues and applications*. J. M. Klopatek & R. H. Gardner. Springer-Verlag, New-York.
- Fortin, M.-J., & S. Payette. 2002. How to test the significance of the relation between spatially autocorrelated data at the landscape scale: A case study using fire and forest maps. *Écoscience* **9**: 213-218.
- Franklin, J. F. 1993. Preserving biodiversity: species, ecosystems or landscapes? *Ecological Applications* **3**: 202-205.
- Franklin, J. F., & R. T. Forman. 1987. Creating landscape patterns by forest cutting: ecological consequences and principles. *Landscape Ecology* **1**: 5-18.
- Franklin, A. B., B. R. Noon & T. L. George. 2002. What is habitat fragmentation? *Studies in Avian Biology* **25**: 20-29.
- Franzreb, K. E., & R. D. Ohmart. 1978. The effects of timber harvesting on breeding birds in a mixed-coniferous forest. *Condor* **80**: 431-441.

- Freedman, L. S., D. Pee & D. N. Midthune. 1992. The problem of underestimating the residual error variance in forward stepwise selection. *The Statistician* **41**: 405-412.
- Freemark, K., & B. Collins. 1992. Landscape ecology of birds breeding in temperate forest fragments. Pages 443-454 *In Ecology and conservation of neotropical migrant landbirds*. J.M. Hagan III & D.W. Johnston (Eds.). Smithsonian Institution Press, Washington, 609 p.
- Frelich, L. E. 2002. Forest dynamics and disturbance regimes: studies from temperate evergreen-deciduous forests. Cambridge University Press. New-York, 266 p.
- Fryxell, J. M., J. B. Falls, E. A. Falls & R. J. Brooks. 1998. Long term dynamics of small-mammal populations in Ontario. *Ecology* **79**: 213-235.
- Fuller, A. K., D. J. Harrison & H. J. Lachowski. 2004. Stand scale effects of partial harvesting and clearcutting on small mammals and forest structure. *Forest Ecology and Management* **191**: 373-386.
- Gagné, N., L. Bélanger & J. Huot. 1999. Comparative responses of small mammals, vegetation, and food sources to natural regeneration and conifer release treatments in boreal balsam fir stands of Quebec. *Canadian Journal of Forest Research* **29**: 1128-1140.
- Gagnon, R., & H. Morin. 2001. Les forêts d'épinette noire du Québec : dynamique, perturbations et biodiversité. *Le Naturaliste Canadien* **125**: 26-35.
- Gauthier, J., & Y. Aubry (Eds). 1995. Les oiseaux nicheurs du Québec: Atlas des oiseaux nicheurs du Québec méridional. Association québécoise des groupes d'ornithologues, Société québécoise de protection des oiseaux, Service canadien de la faune, Environnement Canada, Montréal, 1295 p.
- George, T. L., & L. A. Brand. 2002. The effects of habitat fragmentation on birds in coast Redwood forests. Pages 92-102 *In Effects of habitat fragmentation on birds in Western*

- landscapes: contrasts with paradigms from the Eastern United States. T. L. George & D. S. Dobkin (Eds). Camarillo, California, 270 p.
- Getis, A., & D. Griffith. 2002. Comparative spatial filtering in regression analysis. *Geographical Analysis* **34**: 130-140.
- Ginzburg, L. R., & C. X. J. Jensen. 2004. Rules of thumb for judging ecological theories. *Trends in Ecology and Evolution* **19**: 121-126.
- Goggans, R., R. D. Dixon & C. L. Seminara. 1989. Habitat use by three-toed and black-backed woodpeckers, Deschutes National Forest, Oregon. Oregon Department of Fish and Wildlife, Nongame Wildlife Program, USDA Deschutes National Forest, Technical Report 87-3-02.
- Gouvernement du Québec. 2006. Règlement sur les normes d'intervention dans les forêts du domaine de l'État. URL: http://www2.publicationsduquebec.gouv.qc.ca/dynamicSearch/telecharge.php?type=3&file=/F_4_1/F4_1R1_001_1.htm
- Griffith, D. 2000. A linear regression solution to the spatial autocorrelation problem. *Journal of Geographical Systems* **2**: 141-156.
- Griffith, D. 2003. Spatial autocorrelation and spatial filtering: gaining understanding through theory and scientific visualization. Springer-Verlag, Berlin, Germany.
- Griffith, D. A., & L. J. Layne. 1999. A casebook for spatial statistical analyses: a compilation of analyses of different thematic datasets. Oxford University Press.
- Griffith, D. A., & P. R. Peres-Neto. 2006. Spatial modeling in ecology: the flexibility of eigenfunction spatial analyses. *Ecology* **87**: 2603-2613.
- Groombridge, B. E. 1992. Global biodiversity: state of the earth's living resources. Chapman & Hall, New York, N.Y. 585 p.
- Guénette, J.-S., & M.-A. Villard. 2005. Thresholds in forest bird response to habitat alteration as quantitative targets for conservation. *Conservation Biology* **19**: 1168-1180.

- Guthery, F. S. 2007. Deductive and inductive methods of accumulating reliable knowledge in wildlife science. *Journal of Wildlife Management* **71**: 222-225.
- Guthery, F. S., & R. L. Bingham. 2007. A primer on interpreting regression models. *Journal of Wildlife Management* **71**: 684-692.
- Guthery, F. S., J. J. Lusk & M. J. Peterson. 2001. The fall of the null hypothesis: liabilities and opportunities. *Journal of Wildlife Management* **65**: 379-384.
- Guthery, F. S., L. A. Brennan, M. J. Peterson & J. J. Lusk. 2005. Information theory in wildlife science: critique and viewpoint. *Journal of Wildlife Management* **69**: 457-465.
- Haeussler, S., & D. Kneeshaw. 2003. Comparing forest management to natural processes. Pages 307-368 *In* Towards sustainable management of the boreal forest. P. J. Burton, C. Messier, D. W. Smith & W. L. Adamowicz (Eds.). National Research Press, Ottawa, 1039 p.
- Hagan, J. M., & A. L. Meehan. 2002. The effectiveness of stand-level and landscape-level variables for explaining bird occurrence in an industrial forest. *Forest Science* **48**: 231-242.
- Hagan, J. M., W. M. Vander Haegen & P. S. McKinley. 1996. The early development of forest fragmentation effects on birds. *Conservation Biology* **10**: 188-202.
- Haila, Y. 1999. Islands and fragments. Pages 234-264 *In* Maintaining Biodiversity in Forest Ecosystems. M. L. Hunter Jr. (Ed.). Cambridge University Press, Cambridge, 698 p.
- Haila, Y. 2002. A conceptual genealogy of fragmentation research: from island biogeography to landscape ecology. *Ecological Applications* **12**: 321-334.
- Hamel, P. B., W. P. Smith & J. W. Wahl. 1993. Wintering bird populations of fragmented forest habitat in the central basin, Tennessee. *Biological Conservation* **64**: 107-115.

- Hames, R. S., K. V. Rosenberg, J. D. Lowe, S. E. Barker & A. A. Dhondt. 2002. Effects of forest fragmentation on tanager and thrush species in eastern and western North America. *Studies in Avian Biology* **25**: 81-91.
- Hansson, L. 1994. Vertebrate distributions relative to clear-cut edges in a boreal forest landscape. *Landscape Ecology* **9**: 105-115.
- Harris, R. J., & J. M. Reed. 2002. Effects of forest-clearcut edges on a forest-breeding songbird. *Canadian Journal of Zoology* **80**: 1026-1037.
- Harris, L. D., M. E. McGlothlen & M. N. Manlove. 1984. Genetic resources and biotic diversity. Pages 93-107 *In* The fragmented forest: island biogeography theory and the preservation of biotic diversity. L. D. Harris (Ed.). The University of Chicago Press, Chicago, 230 p.
- Hejl, S. J., J. Verner & R. P. Balda. 1988. Weather and bird populations in true fir forests of the Sierra Nevada, California. *Condor* **90**: 561-574.
- Homyack, J. A., D. J. Harrison & W. B. Krohn. 2005. Long-term effects of precommercial thinning on small mammals in northern Maine. *Forest Ecology and Management* **205**: 43-57.
- Hongzhi, A., & G. Lan. 1989. Fast stepwise procedures of selection of variables by using AIC and BIC criteria. *Acta Mathematicae Applicatae Sinica* **5**: 60-67.
- Hubbard, R., & M. J. Bayarri. 2003. Confusion over measures of evidence (p 's) versus errors (α 's) in classical statistical testing. *American Statistician* **57**: 171-182.
- Huggard, D. J. 2003. Use of habitat features, edges and harvest treatments by spruce grouse in subalpine forest. *Forest Ecology and Management* **175**: 531-544.
- Hunter, M. L. Jr. 1993. Natural disturbance regimes as spatial models for managing boreal forests. *Biological Conservation* **65**: 115-120.

- Hunter, M. L. Jr. 1999. Biological diversity. Pages 3-21 *In* Maintaining Biodiversity in Forest Ecosystems. M. L. Hunter Jr. (Ed.). Cambridge University Press, Cambridge, 698 p.
- Hurlbert, S. H. 1984. Pseudoreplication and the design of ecological field experiments. *Ecological Monographs* **54**: 187-211.
- Imbeau, L., & A. Desrochers. 2002. Area sensitivity and edge avoidance: the case of the Three-toed Woodpecker (*Picoides tridactylus*) in a managed forest. *Forest Ecology and Management* **164**: 249-256.
- Imbeau, L., J.-P. L. Savard & R. Gagnon. 1999. Comparing bird assemblages in successional black spruce stands originating from fire and logging. *Canadian Journal of Zoology* **77**: 1850-1860.
- Imbeau, L., M. Mönkkönen, & A. Desrochers. 2001. Long-term effects of forestry on birds of the eastern Canadian boreal forests: a comparison with Fennoscandia. *Conservation Biology* **15**: 1151-1162.
- Imbeau, L., P. Drapeau & M. Mönkkönen. 2003. Are forest birds categorised as "edge species" strictly associated with edges? *Ecography* **26**: 514-520.
- Imbimbo, B. P., P. Martinelli, M. Rocchetti, G. Ferrari, G. Bassotti & E. Imbimbo. 1991. Efficiency of different criteria for selecting pharmacokinetic multiexponential equations. *Biopharmaceutics and Drug Disposition* **12**: 139-147.
- Jacqmain, H. 2003. Rabbit Habitat Project: Analyse biologique et autochtone de la restauration de l'habitat du Lièvre d'Amérique après coupe sur la terre des Cris de Waswanipi. Mémoire de maîtrise, Université Laval, Québec, 76 p.
- Jarvinen, O. 1982. Conservation of endangered plant populations: single large or several small reserves? *Oikos* **38**: 301-307.
- Johnson, W. N., & P. W. Brown. 1990. Avian use of a lakeshore buffer strip and an undisturbed lakeshore in Maine. *Northern Journal of Applied Forestry* **7**: 114-117.

- Johnson, J. B., & K. S. Omland. 2004. Model selection in ecology and evolution. *Trends in Ecology and Evolution* **19**: 101-108.
- Kadane, J. B., & N. A. Lazar. 2004. Methods and criteria for model selection. *Journal of the American Statistical Association* **99**: 279-290.
- Keinath, D. A., & G. D. Hayward. 2003. Red-backed vole (*Clethrionomys gapperi*) response to disturbance in subalpine forests: use of regenerating patches. *Journal of Mammalogy* **84**: 956-966.
- Keith, L. B. 1990. Dynamics of snowshoe hare populations. Pages 119-195 *In* Current Mammalogy. H. H. Genoways (Ed.). Plenum Press, New York.
- Keitt, T. H., O. N. Bjørnstad, P. M. Dixon & S. Citron-Pousty. 2002. Accounting for spatial pattern when modeling organism-environment interactions. *Ecography* **25**: 616-625.
- Kerlinger, F. N., & E. J. Pedhazur. 1973. Multiple regression in behavioral research. Holt, Rinehart and Winston, New York, USA.
- Kirk, R. E. 1996. Practical significance: a concept whose time has come. *Educational and Psychological Measurement* **56**: 746-759.
- Kirk, D. A., A. W. Diamond, K. A. Hobson & A. R. Smith. 1996. Breeding bird communities of the western and northern Canadian boreal forest: relationship to forest type. *Canadian Journal of Zoology* **74**: 1749-1770.
- Kirkland, J. L. Jr. 1990. Patterns of initial small mammal community change after clearcutting of temperate North American forests. *Oikos* **59**: 313-320.
- Koehler, G. M. 1991. Snowshoe hare, *Lepus americanus*, use of forest successional stages and population changes during 1985-1989 in north-central Washington. *Canadian Field-Naturalist* **105**: 291-293.
- Krebs, C. J. 1999. *Ecological Methodology*, 2nd edition. Benjamin/Cummings, Menlo Park, California, 620 p.

- Krebs, C. J., R. Boonstra, V. Nams, M. O'Donoghue, K. E. Hodges & S. Boutin. 2001. Estimating snowshoe hare population density from pellet plots: a further evaluation. *Canadian Journal of Zoology* **79**: 1-4.
- Lee, M., L. Fahrig, K. Freemark & C. J. Currie. 2002. Importance of patch scale vs. landscape scale on selected forest birds. *Oikos* **96**: 110-118.
- Legendre, P. 1993. Spatial autocorrelation: trouble or new paradigm? *Ecology* **74**: 1659-1673.
- Legendre, P. *Submitted*. Studying beta diversity: ecological variation partitioning by multiple regression and canonical analysis. *Journal of Plant Ecology*, 16 p.
URL: http://www.bio.umontreal.ca/legendre/reprints/J_Plant_Ecology_Legendre.pdf.
- Legendre, P., & D. Borcard. 1994. Rejoinder. *Environmental and Ecological Statistics* **1**: 57-61.
- Legendre, P., & D. Borcard. 2006. Quelles sont les échelles spatiales importantes dans un écosystème ? Pages 425-442 *In* *Analyses statistiques de données spatiales*. J.-J. Driesbeke, M. Lejeune & G. Saporta (Eds.). Éditions TECHNIP, Paris, 468 p.
- Legendre, P., & L. Legendre. 1998. *Numerical Ecology*, 2nd English edition. Elsevier Science BV, Amsterdam, 853 p.
- Legendre, P., & M. Trousselier. 1988. Aquatic heterotrophic bacteria: modeling in the presence of spatial autocorrelation. *Limnology and Oceanography* **33**: 1055-1067.
- Legendre, P., M. R. T. Dale, M.-J. Fortin, J. Gurevitch, M. Hohn & D. Myers. 2002. The consequences of spatial structure for the design and analysis of ecological field surveys. *Ecography* **25**: 601-615.
- Legendre, P., M. R. T. Dale, M.-J. Fortin, P. Casgrain & J. Gurevitch. 2004. Effects of spatial structures on the results of field experiments. *Ecology* **85**: 3202-3214.

- Legendre, P., D. Borcard & P. R. Peres-Neto. 2005. Analysing beta diversity: partitioning the spatial variation of community composition data. *Ecological Monographs* **75**: 435-450.
- Lemay, Y., J. Ferron, J.-P. Ouellet & R. Couture. 1998. Habitat de reproduction et succès de nidification d'une population introduite de Tétràs du Canada (*Falci pennis canadensis*) dans l'île d'Anticosti, Québec. *Canadian Field-Naturalist* **112**: 267-275.
- Liebhold, A. M., & J. Gurevitch. 2002. Integrating the statistical analysis of spatial data in ecology. *Ecography* **25**: 553-557.
- Lindenmayer, D. B. 2003. Integrating wildlife conservation and wood production in Victorian montane ash forests. Pages 47-72 *In* Towards Forest Sustainability. D. B. Lindenmayer & J. F. Franklin (Eds.). Island Press, Washington, 231 p.
- Lindenmayer, D. B., & J. F. Franklin. 2003. Towards forest sustainability. Island Press, Washington, 231 p.
- Lindenmayer, D. B., R. B. Cunningham, C. F. Donnelly, H. Nix & B. D. Lindenmayer. 2002. Effects of forest fragmentation on bird assemblages in a novel landscape context. *Ecological Monographs* **72**: 1-18.
- Litvaitis, J. A. 1993. Response of early successional vertebrates to historic changes in land use. *Conservation Biology* **4**: 866-873.
- Litvaitis, J. A. 2001. Importance of early successional habitats to mammals in eastern forests. *Wildlife Society Bulletin* **29**: 466-473.
- Litvaitis, J. A., J. A. Sherburne & J. A. Bissonette. 1985. Influence of understory characteristics on snowshoe hare habitat use and density. *Journal of Wildlife Management* **49**: 866-873.
- Lukacs, P. M., W. L. Thompson, W. L. Kendall, W. R. Gould, P. F. Doherty Jr., K. P. Burnham & D. R. Anderson. Concerns regarding a call for pluralism of information theory and hypothesis testing. *Journal of Applied Ecology* **44**: 456-460.

- Ludden, T. M., S. L. Beal & L. B. Sheiner. 1994. Comparison of the Akaike Information Criterion, the Schwarz Criterion and the F test as guides to model selection. *Journal of Pharmacokinetics and Biopharmaceutics* **22**: 431-445.
- Lupien, G. 2002. Recueil photographique des caractéristiques morphologiques servant à l'identification des micromammifères du Québec. Volumes I et II. Société de la Faune et des Parcs du Québec, Jonquière, 23 & 26 p.
- MacCracken, J. G., W. D. Jr. Steigers & P. V. Mayer. 1988. Winter and early spring habitat use by snowshoe hares, *Lepus americanus*, in south-central Alaska. *Canadian Field-Naturalist* **102**: 25-30.
- Machtans, C. S., M.-A. Villard & S. J. Hannon. 1996. Use of riparian buffer strips as movement corridors by forest birds. *Conservation Biology* **10**: 1366-1379.
- MacKenzie, D. I. 2005. What are the issues with presence-absence data for wildlife managers? *Journal of Wildlife Management* **69**: 849-860.
- MacNally, R. 2000. Regression and model-building in conservation biology, biogeography and ecology: The distinction between – and reconciliation of – ‘predictive’ and ‘explanatory’ models. *Biodiversity and Conservation* **9**: 655-671.
- MacNally, R. 2002. Multiple regression and inference in ecology and conservation biology: further comments on identifying important predictor variables. *Biodiversity and Conservation* **11**: 1397-1401.
- Mallik, A. U. 2001. Black spruce growth and understory species diversity with and without Sheep laurel. *Agronomy Journal* **93**: 92-98.
- Maron, M., A. Lill, D. M. Watson & R. MacNally. 2005. Temporal variation in bird assemblages: How representative is a one-year snap-shot? *Austral Ecology* **30**: 383-394.

- Marzluff, J. M., & R. Sallabanks. 1998. Past approaches and future directions for avian conservation biology. Pages 5-14 *In* Avian conservation: research and management. J. M. Marzluff & R. Sallabanks (Eds.). Island, Covelo, California.
- Mazerolle, M. J., & M.-A. Villard. 1999. Patch characteristics and landscape context as predictors of species presence and abundance: a review. *Écoscience* **6**: 117-124.
- McGarigal, K., & W. C. McComb. 1995. Relationships between landscape structure and breeding birds in the Oregon coast range. *Ecological Monographs* **65**: 235-260.
- McGarigal, K., & S. A. Cushman. 2002. Comparative evaluation of experimental approaches to the study of habitat fragmentation effects. *Ecological Applications* **12**: 335-345.
- McQuarrie, A., & C.-L. Tsai. 1999. Model selection in orthogonal regression. *Statistics & Probability Letters* **45**: 341-349.
- McRae, D. J., Duchesne, L. C., Freedman, B., Lynham, T. J., Woodley, S., 2001. Comparisons between wildfire and forest harvesting and their implications in forest management. *Environmental Reviews* **9**: 223-260.
- Méot, A., P. Legendre & D. Borcard. 1998. Partialling out the spatial component of ecological variation: questions and propositions in the linear modelling framework. *Environmental and Ecological Statistics* **5**: 1-27.
- Meyer, J. S., L. L. Irwin & M. S. Boyce. 1998. Influence of habitat abundance and fragmentation on northern spotted owls in western Oregon. *Wildlife Monographs* **139**: 1-51.
- Ministère des Ressources Naturelles du Québec (MNR). 1996. Règlement sur les normes d'intervention dans les forêts du domaine public. Éditeur officiel du Québec, Québec, 35 p.

Ministère des Ressources Naturelles du Québec (MNR). 2002*a*. Rapport synthèse sur l'état des forêts québécoises : 1995-1999, nos forêts. Ministère des Ressources Naturelles, Direction de la planification et des communications. Québec, 7 p.

Ministère des Ressources Naturelles du Québec (MNR). 2002*b*. URL : <http://www.mrn.gouv.qc.ca/forets/quebec/quebec-milieu.jsp>. Site consulté le 29 novembre 2002.

Ministère des Ressources Naturelles du Québec (MNR). 2002*c*. URL : <http://www.mrn.gouv.qc.ca/forets/quebec/quebec-milieu-biodiversite.jsp>. Site consulté le 29 novembre 2002.

Ministère des Ressources Naturelles du Québec (MNR). 2002*d*. URL : http://www.publicationsduquebec.gouv.qc.ca/fr/cgi/frameset.cgi?url=/documents/lr/F_4_1/F4_1.html. Site consulté le 29 novembre 2002.

Ministère des Ressources Naturelles du Québec (MNR). 2002*e*. Délimitation des unités d'aménagement forestier et de la limite nord des attributions commerciales : document de consultation et canevas de réponse. Ministère des Ressources Naturelles, Direction de la planification et des communications. Québec, 17 p.

Ministère des Ressources Naturelles du Québec (MRN). 2003*a*. Règlement sur les normes d'intervention dans les forêts du domaine de l'État. Éditeur officiel du Québec, Québec, 36 p.

Ministère des Ressources Naturelles du Québec (MRN). 2003*b*. Loi sur les forêts. Éditeur officiel du Québec, Québec, 97 p.

Ministère des Ressources Naturelles du Québec (MRN). 2003*c*. Objectifs de protection et de mise en valeur des ressources du milieu forestier proposés pour les plans généraux d'aménagement forestier de 2005-2010. Document de consultation. Gouvernement du Québec, Bibliothèque nationale du Québec, Québec, 50 p.

- Ministère des Ressources Naturelles, de la Faune et des Parcs (MRNFP). 2005. Plan québécois de rétablissement du caribou forestier (2005-2012). Version préliminaire. Direction du développement de la faune, Québec, 93 p.
- Mönkkönen, M., & P. Reunanen. 1999. On critical thresholds in landscape connectivity: a management perspective. *Oikos* **84**: 302-305.
- Monthey, R. W. 1986. Responses of the snowshoe hares (*Lepus americanus*) to timber harvesting in Northern Maine. *Canadian Field-Naturalist* **100**: 568-570.
- Mood, A. 1969. Macro-analysis of the American educational system. *Operations Research* **17**: 770-784.
- Morin, H., & R. Gagnon. 1992. Comparative growth and yield of layer- and seed-origin black spruce (*Picea mariana*) stands in Quebec. *Canadian Journal of Forest Research* **22**: 465-473.
- Moses, R. A., & S. Boutin. 2001. The influence of clear-cut logging and residual leave material on small mammal populations in aspen-dominated boreal mixedwoods. *Canadian Journal of Forest Research* **31**: 483-495.
- Murray, D. L. 2000. A geographical analysis of snowshoe hare population demography. *Canadian Journal of Zoology* **78**: 1207-1217.
- Murray, D. L. 2003. Snowshoe hare and other hares. Pages 147-175 *In* Wild Mammals of North America. G. A. Feldhamer, B. C. Thompson & J. A. Chapman (Eds). The Johns Hopkins University Press, Baltimore, 1232 p.
- Murray, D. L., J. D. Roth, E. Ellsworth, A. J. Wirsing & T. D. Steury. 2002. Estimating low-density snowshoe hare populations using fecal pellet counts. *Canadian Journal of Zoology* **80**: 771-781.
- NBDNR. 2005. Objectives and standards for the New Brunswick Crown Forest for the 2007-2012 period. New Brunswick Department of Natural Resources, 40 p.

- Nelson, L. Jr., & F. W. Clark. 1973. Correction for sprung traps in catch/effort calculations of trapping results. *Journal of Mammalogy* **54**: 295-298.
- Niemi, G., J. Hanowski, P. Helle, R. Howe, M. Mönkkönen, L. Venier & D. Welsh. 1998. Ecological sustainability of birds in boreal forests. *Conservation Ecology* **2**: 17. URL: <http://www.consecol.org/vol2/iss2/art17>.
- Norcliffe, G. B. 1969. On the use and limitations of trend surface models. *Canadian Geographer* **13**: 338-348.
- Norton, M. R., & S. J. Hannon. 1997. Songbird response to partial-cut logging in the boreal mixedwood forest of Alberta. *Canadian Journal of Forest Research* **27**: 44-53.
- Noss, R. F. 1983. A regional landscape approach to maintain diversity. *BioScience* **33**: 700-706.
- Nudds, T. D. 1977. Quantifying the vegetative structure of wildlife cover. *Wildlife Society Bulletin* **5**: 113-117.
- Ohtani, K. 2000. Bootstrapping R^2 and adjusted R^2 in regression analysis. *Economic Modelling* **17**: 473-483.
- Økland, R. H. 2003. Partitioning the variation in a plot-by-species data matrix that is related to n sets of explanatory variables. *Journal of Vegetation Science* **14**: 693-700.
- OMNR. 2001. Forest management guide for natural disturbance pattern emulation, version 3.1. Ontario Ministry of Natural Resources, Queen's Printer for Ontario, Toronto, 40 p.
- Östlund, L., O. Zackrisson & A.-L. Axelsson. 1997. The history and transformation of a Scandinavian boreal forest landscape since the 19th century. *Canadian Journal of Forest Research* **27**: 1198-1206.
- Ottawa, 1999. Rapport du sous-comité sénatorial de la forêt boréale. Comité sénatorial permanent de l'agriculture et des forêts. Page consultée le 22 avril 2006 ; URL :

<http://www.parl.gc.ca/36/1/parlbus/commbus/senate/Com-f/BORE-F/rep-f/rep09jun99-f.htm>

- Palik, B., & R. T. Engstrom. 1999. Species composition. Pages 65-94 *In* Maintaining Biodiversity in Forest Ecosystems. M. L. Hunter Jr. (Ed.). Cambridge University Press, Cambridge, 698 p.
- Parent, S., H. Morin & C. Messier. 2000. Effects of adventitious roots on age determination in Balsam fir (*Abies balsamea*) regeneration. *Canadian Journal of Forest Research* **30**: 513-518.
- Parker, G. R. 1984. Use of spruce plantations by snowshoe hare in New Brunswick. *Forestry Chronicle* **60**: 162-166.
- Pearce, J., & S. Ferrier. 2000. Evaluating the predictive performance of habitat models developed using logistic regression. *Ecological Modelling* **133**: 225-245.
- Pearce, J., & L. Venier. 2005. Small mammals as bioindicators of sustainable boreal forest management. *Forest Ecology and Management* **208**: 153-175.
- Pearson, K. 1907. On the influence of past experience on future expectation. *Philosophical Magazine* **13**: 365-378.
- Peck, G. K., & R. D. James. 1987. Breeding Birds of Ontario: Nidology and Distribution, Vol. 2: Passerines. Life Science Miscellaneous Publications, Royal Ontario Museum, Toronto, 387 p.
- Peres-Neto, P. R., P. Legendre, S. Dray & D. Borcard. 2006. Variation partitioning of species data matrices: estimation and comparison of fractions. *Ecology* **87**: 2614-2625.
- Perry, J. N., A. M. Liebhold, M. S. Rosenberg, J. Dungan, M. Miriti, A. Jakomulska & S. Citron-Pousty. 2002. Illustrations and guidelines for selecting statistical methods for quantifying spatial pattern in ecological data. *Ecography* **25**: 578-600.
- Pothier, D. 2001. Portrait de la forêt boréale québécoise. *Le Naturaliste Canadien* **125**: 5-9.

- Pothier, D., & F. Savard. 1998. Actualisation des tables de production pour les principales espèces forestières du Québec. Ministère des Ressources Naturelles, Direction de la recherche forestière, Québec, RN98-3054, 183 p.
- Potvin, F., & R. Courtois. 1998. Effets à court terme de l'exploitation forestière sur la faune terrestre: synthèse d'une étude de cinq ans en Abitibi-Témiscamingue et implications pour l'aménagement forestier. Ministère de l'Environnement et de la Faune, Direction de la faune et des habitats, Québec, 91 p.
- Potvin, F., & N. Bertrand. 2004. Leaving forest strips in large clearcut landscapes of boreal forest: a management scenario suitable for wildlife? *Forestry Chronicle* **80**: 44-53.
- Potvin, F., R. Courtois & L. Bélanger. 1999. Short-term response of wildlife to clear-cutting in Quebec boreal forest: multiscale effects and management implications. *Canadian Journal of Forest Research* **29**: 1120-1227.
- Potvin, F., L. Bélanger, & K. Lowell. 2000. Marten habitat selection in a clearcut landscape. *Conservation Biology* **14**: 844-857.
- Potvin, F., R. Courtois, C. Girard & J.-B. Strobel. 2001. Fréquentation par le tétras du Canada de la forêt résiduelle dans de grandes aires de coupe. Société de la faune et des parcs du Québec, Direction de la recherche sur la faune, Québec, 48 p.
- Potvin, F., L. Breton & R. Courtois. 2005. Response of beaver, moose, and snowshoe hare to clear-cutting in a Quebec boreal forest: a reassessment 10 years after cut. *Canadian Journal of Forest Research* **35**: 151-160.
- Primack, R. B. 1998. *Essentials of Conservation Biology*, 2nd edition. Sinauer Associates Publishers, Sunderland, Massachusetts, 659 p.
- Pugh, S. R., S. Johnson & R. H. Tamarin. 2003. Voles. Pages 349-370 *In* *Wild Mammals of North America*. G. A. Feldhamer, B. C. Thompson & J. A. Chapman (Eds). The Johns Hopkins University Press, Baltimore, 1232 p.

- Pulliam, R. H., & B. J. Danielson. 1991. Sources, sinks, and habitat selection: a landscape perspective on population dynamics. *American Naturalist* **137**: S50-S66.
- Québec. 1988. Loi sur les forêts. Décret 1627-88. Gazette officielle du Québec No. 46.
- Quebec Government. 2003. Regulation respecting standards of forest management for forests in the public domain. Ministry of Natural Resources, Quebec, 36 p.
- Radford, J. Q., A. F. Bennett & G. J. Cheers. 2005. Landscape-level thresholds of habitat cover for woodland-dependent birds. *Biological Conservation* **124**: 317-337.
- Redpath, S. 1995. Habitat fragmentation and the individual: tawny owls *Strix aluco* in woodland patches. *Journal of Animal Ecology* **64**: 652-661.
- Richards, S. A. 2005. Testing ecological theory using the information-theoretic approach: examples and cautionary results. *Ecology* **86**: 2805-2814.
- Ricketts, T. H. 2001. The matrix matters: effective isolation in fragmented landscapes. *American Naturalist* **158**: 87-99.
- Robichaud, I., M.-A. Villard & C. S. Machtans. 2002. Effects of forest regeneration on songbird movements in a managed forest landscape of Alberta, Canada. *Landscape Ecology* **17**: 247-262.
- Robinson, S. K., F. R. Thompson III, T. M. Donovan, D. R. Whitehead & J. Faaborg. 1995. Regional forest fragmentation and the nesting success of migratory birds. *Science* **267**: 1987-1990.
- Rodewald, A. D., & R. H. Yahner. 2001. Avian nesting success in forested landscapes: influence of landscape composition, stand and nest-patch microhabitat, and biotic interactions. *The Auk* **118**: 1018-1028.
- Ruel, J.-C., D. Pin & K. Cooper. 2001. Windthrow in riparian buffer strips: effects of wind exposure, thinning and strip width. *Forest Ecology and Management* **143**: 105-113.

- Runesson, U. T. 2005. Overview of the boreal forest. Borealforest.org, Lakehead University.
URL: <http://bolt.lakeheadu.ca/~borfor/world.htm>.
- Rushton, S. P., S. J. Ormerod & G. Kerby. 2004. New paradigms for modelling species distributions? *Journal of Applied Ecology* **41**: 193-200.
- Sallabanks, R., E. B. Arnett & J. M. Marzluff. 2000. An evaluation of research on the effects of timber harvest on bird populations. *Wildlife Society Bulletin* **28**: 1144-1155.
- SAS Institute. 2001. SAS Statistical software Version 8.2. SAS Institute Inc., NC, USA.
- SAS Institute Inc. 2001. *SAS/STAT User's Guide*, Version 8.2, Sixth Edition, Volume 2, SAS Institute Inc. Cary, NC, 846 p.
- Saunders, D. A., R. J. Hobbs & C. R. Margules. 1991. Biological consequences of ecosystem fragmentation: a review. *Conservation Biology* **5**: 18-32.
- Schaefer, J. A. 2003. Long-term range recession and the persistence of caribou in the taiga. *Conservation Biology* **17**: 1435-1439.
- Schieck, J., & K. A. Hobson. 2000. Bird communities associated with live residual tree patches within cut blocks and burned habitat in mixedwood boreal forests. *Canadian Journal of Forest Research* **30**: 1281-1295.
- Schieck, J., K. Lertzman, B. Nyberg & R. Page. 1995. Effects of patch size on birds in old-growth Montane forests. *Conservation Biology* **9**: 1072-1084.
- Schmiegelow, F. K. A., & M. Mönkkönen. 2002. Habitat loss and fragmentation in dynamic landscapes: avian perspectives from the boreal forest. *Ecological Applications* **12**: 375-389.
- Schmiegelow, F. K. A., C. Machtans & S. J. Hannon. 1997. Are boreal birds resilient to forest fragmentation? An experimental study of short-term community responses. *Ecology* **78**: 1914-1932.

- Service Canadien des Forêts (SCF). 2000. L'état des forêts au Canada 1999-2000. Ressources naturelles Canada, Ottawa, 123 p.
- Shibata, R. 1981. An optimal selection of regression variables. *Biometrika* **68**: 45-54.
- Shibata, R. 1986. Consistency of model selection and parameter estimation. Essays in time series and applied processes. *Journal of Applied Probability* **23**: 127-141.
- Shtatland, E. S., E. Cain & M. B. Barton. 2001. The perils of stepwise logistic regression and how to escape them using information criteria and the output delivery system. Pages 222-226 *In* Proceedings of the Twenty-Sixth Annual SAS® Users Group International Conference, SAS Institute Inc., Cary, NC, USA.
- Simberloff, D. 1995. Habitat fragmentation and population extinction of birds. *Ibis* **137**: S105-S111.
- Simon, N. P. P., F. E. Schwab, E. M. Baggs & G. I. M. Cowan. 1998. Distribution of small mammals among successional and mature forest types in western Labrador. *Canadian Field-Naturalist* **112**: 441-445.
- Spies, T. A., & M. G. Turner. 1999. Dynamic forest mosaics. Pages 95-160 *In* Maintaining Biodiversity in Forest Ecosystems. M. L. Hunter Jr. (Ed.). Cambridge University Press, Cambridge, 698 p.
- Stanley, T. R., & J. A. Royle. 2005. Estimating site occupancy and abundance using indirect detection indices. *Journal of Wildlife Management* **69**: 874-883.
- Steeger, C., & C. L. Hitchcock. 1998. Influence of forest structure and diseases on nest-site selection by red-breasted nuthatches. *Journal of Wildlife Management* **62**: 1349-1358.
- Stenseth, N. C. 1999. Population cycles in voles and lemmings: density dependence and phase dependence in a stochastic world. *Oikos* **87**: 427-461.
- Stephens, P. A., S. W. Burkirk, G. D. Hayward & C. Martínez Del Rio. 2005. Information theory and hypothesis testing: a call for pluralism. *Journal of Applied Ecology* **42**: 4-12.

- Stephens, P. A., S. W. Burkirk, G. D. Hayward & C. Martínez Del Rio. 2007. A call for statistical pluralism answered. *Journal of Applied Ecology* **44**: 461-463.
- Steyerberg, E. W., M. J. C. Eijkemans & J. D. F. Habbema. 1999. Stepwise selection in small data sets: a simulation study of bias in logistic regression analysis. *Journal of Clinical Epidemiology* **52**: 935-942.
- Stocks, B. J., J. A. Mason, J. B. Todd, E. M. Bosch, B. M. Wotton, B. D. Amiro, M. D. Flannigan, K. G. Hirsch, K. A. Logan, D. L. Martell & W. R. Skinner. 2003. Large forest fires in Canada, 1959-1997. *Journal of Geophysical Research D: Atmospheres* **108**: FFR 5-1 FFR 5-12.
- St-Laurent, M.-H., J. Ferron, C. Hins & R. Gagnon. 2007. Effects of residual stand structure and landscape configuration on habitat use by birds and small mammals in logged boreal forest. *Canadian Journal of Forest Research* **37**: 1298-1309.
- St-Pierre, C., J.-P. Ouellet & M. Crête. 2006. Do competitive intraguild interactions affect space and habitat use by small carnivores in a forested landscape? *Ecography* **29**: 487-496.
- Sullivan, T. P., D. D. Sullivan & P. M. F. Lindgren. 2001. Influence of variable retention harvests on forest ecosystems. I. Diversity of stand structure. *Journal of Applied Ecology* **38**: 1221-1233.
- Sundell, J., O. Huitu, H. Henttonen, A. Kaikusalo, E. Korpimäki, H. Pietiäinen, P. Saurola & I. Hanski. 2004. Large-scale spatial dynamics of vole populations in Finland revealed by the breeding success of vole-eating avian predators. *Journal of Animal Ecology* **73**: 167-178.
- SYSTAT Software Inc. 2004. SYSTAT 11.0 Statistical Software. Point Richmond, California, USA.
- Szaro, R. C., & R. P. Balda. 1979. Bird community dynamics in a ponderosa pine forest. *Studies in Avian Biology* **3**: 1-66.

- Taylor, P. D., & M. A. Krawchuk. 2005. Scale and sensitivity of songbird occurrence to landscape structure in a harvested boreal forest. *Avian Conservation and Ecology* **1**: 5.
- Thompson, I. D. 1988. Habitat needs of furbearers in relation to logging in Ontario. *The Forestry Chronicle* **64**: 251-261.
- Thompson, I. D. 1994. Marten populations in uncut and logged boreal forests in Ontario. *Journal of Wildlife Management* **58**: 272-280.
- Thompson, I. D., I. J. Davidson, S. O'Donnell & F. Brazeau. 1989. Use of track transects to measure the relative occurrence of some boreal mammals in uncut forest and regeneration stands. *Canadian Journal of Zoology* **67**: 1816-1823.
- Thompson, I. D., H. A. Hogan & W. A. Montevecchi. 1999. Avian communities of mature balsam fir forests in Newfoundland: age-dependence and implications for timber harvesting. *Condor* **101**: 311-323.
- Thompson, I. D., J. A. Baker & M. Ter-Mikaelian. 2003. A review of the long-term effects of post-harvest silviculture on vertebrate wildlife, and predictive models, with an emphasis on boreal forests in Ontario, Canada. *Forest Ecology and Management* **177**: 441-469.
- Titeux, N., M. Dufrêne, J.-P. Jacob, M. Paquay & P. Defourny. 2004. Multivariate analysis of a fine-scale breeding bird atlas using a geographical information system and partial canonical correspondence analysis: environmental and spatial effects. *Journal of Biogeography* **31**: 1841-1856.
- Trzcinski, M. K., L. Fahrig & G. Merriam. 1999. Independent effects of forest cover and fragmentation on the distribution of forest breeding birds. *Ecological Applications* **9**: 586-593.
- Tscharntke, T., I. Steffan-Dewenter, A. Kruess & C. Thies. 2002. Contribution of small habitat fragments to conservation of insect communities of grassland-cropland landscapes. *Ecological Applications* **12**: 354-363.

- Tukey, J. 1991. The philosophy of multiple comparisons. *Statistical Science* **6**: 100-116.
- Turcotte, F., R. Courtois, R. Couture & J. Ferron. 2000. Impact à court terme de l'exploitation forestière sur le tétras du Canada (*Falciennis canadensis*). *Canadian Journal of Forest Research* **30**: 202-210.
- Twain, M. 1959. The autobiography of Mark Twain. C. Neider (Ed.), Harper & Row, New York, 388 p.
- Underwood, T. J., & R. R. Roth. 2002. Demographic variables are poor indicators of wood thrush productivity. *Condor* **104**: 92-102.
- Van Horne, B. 1983. Density as a misleading indicator of habitat quality. *Journal of Wildlife Management* **47**: 893-901.
- Van Wagner, C. E. 1968. The line intersect method in forest fuel sampling. *Forest Science* **14**: 20-26.
- Vaughan, I. P., & S. J. Ormerod. 2003. Modelling the distribution of organisms for conservation: optimising the collection of field data for model development. *Conservation Biology* **17**: 1601-1611.
- Veech, J. A., K. S. Summerville, T. O. Crist & J. C. Gering. 2002. The additive partitioning of species diversity: recent revival of an old idea. *Oikos* **99**: 3-9.
- Venier, L., & J. L. Pearce. 2005. Boreal bird community response to jack pine forest succession. *Forest Ecology and Management* **217**: 19-36.
- Vickery, P. D., M. L. Hunter Jr. & J. V. Wells. 1992. Is density an indicator of breeding success? *The Auk* **109**: 706-710.
- Villard, M.-A. 1998. On forest-interior species, edge avoidance, area sensitivity, and Dogmas in avian conservation. *The Auk* **115**: 801-805.

- Villard, M.-A., & J.-S. Gu  nette. 2005. Les oiseaux forestiers montrent-ils la m  me sensibilit      l'exploitation foresti  re aux   chelles du peuplement et du paysage ? *VertigO* **6**: 5 p.
- Villard, M.-A., M. K. Trzcinski & G. Merriam. 1999. Fragmentation effects on forest birds: relative influence of woodland cover and configuration on landscape occupancy. *Conservation Biology* **13**: 774-783.
- Westfall, P. H., S. S. Young & D. K. J. Lin. 1998. Forward selection error control in the analysis of supersaturated designs. *Statistica Sinica* **8**: 101-117.
- Whittaker, J. 1956. Vegetation of the Great Smoky Mountains. *Ecological Monographs* **26**: 1-80.
- Whittaker, J. 1984. Model interpretation from the additive elements of the likelihood function. *Applied Statistics* **33**: 52-64.
- Whittingham, M. J., P. A. Stephens, R. B. Bradbury & R. P. Freckleton. 2006. Why do we still use stepwise modelling in ecology and behaviour? *Journal of Animal Ecology* **75**: 1182-1189.
- Wiegand, T., E. Revilla & K. A. Moloney. 2005. Effects of habitat loss and fragmentation on population dynamics. *Conservation Biology* **19**: 108-121.
- Wintle, B. A., M. A. McCarthy, C. T. Volinsky & R. P. Kavanagh. 2003. The use of Bayesian model averaging to better represent uncertainty in ecological models. *Conservation Biology* **17**: 1579-1590.
- Wolfe, M. L., N. V. Debye, C. S. Winchell & T. R. McCabe. 1982. Snowshoe hare cover relationships in northern Utah. *Journal of Wildlife Management* **46**: 662-670.
- Wolff, J. O. 1980. The role of habitat patchiness in the population dynamics of the snowshoe hare. *Ecological Monographs* **50**: 11-30.

- Wolff, J. O., E. M. Schaubert & W. D. Edge. 1997. Effects of habitat loss and fragmentation on the behaviour and demography of gray-tailed voles. *Conservation Biology* **11**: 945-956.
- Yoccoz, N. G. 1991. Use, overuse and misuse of significance tests in evolutionary biology and ecology. *Bulletin of the Ecological Society of America* **72**: 106-111.
- Zasada, J. C., A. G. Gordon, C. W. Slaughter & L. C. Duchesne. 1997. Ecological considerations for the sustainable management of the North American boreal forests. International Institute for Applied Systems Analysis, Laxenburg, Austria. Interim Report IR-97-024. 67 p.
- Zar, J. H. 1999. *Biostatistical Analysis*, 4th edition. Prentice-Hall, Upper Saddle River, New Jersey, 663 p.